

N° D'ORDRE 3218
SÉRIE A N° 1449

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. M. MONNIER

CHARGÉ DE RECHERCHES,
LAURÉAT DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

1^{re} THÈSE : Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse.

2^e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 21 Décembre 1933, devant la Commission d'examen.

MM. L. LAPICQUE, *Président*

R. COMBES

J. BOUCART

} *Examineurs*

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A. IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

N° D'ORDRE 3218
SÉRIE A N° 1449

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. M. MONNIER

CHARGÉ DE RECHERCHES,
LAURÉAT DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

1^{re} THÈSE : Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse.

2^e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Décembre 1933, devant la Commission d'examen.

MM. L. LAPICQUE, *Président*

R. COMBES

J. BOUCART

} *Examineurs*

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A. IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

7028

1933

Imprimé en Belgique

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

Doyen honoraire MM. M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i> ...	{	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.
		H. LEBESGUE.	GOURSAT.
		A. FERNBACH.	WALLERANT.
		A. LEDUC.	GUILLET.
		Emile PICARD.	PECHARD.
		Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET	T Electrotechnique générale.	Eugène BLOCH ...	T Physique théorique et physique céleste.
G. BERTRAND	T Chimie biologique.	G. BRUHAT	Physique.
M ^{me} P. CURIE	T Physique générale.	E. DARMOIS	Physique.
M. CAULLERY	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DEBIERNE	Radioactivité.
G. URBAIN	T Chimie générale.	A. DUFOUR	T Physique (P. C. N.).
Emile BOREL	T Calcul des probabilités et physique mathém.	L. DUNOYER	Optique appliquée.
L. MARCHIS	T Aviation.	A. GUILLIERMOND ..	T Botanique (P. C. N.).
Jean PERRIN	T Chimie physique.	M. JAVILLIER	Chimie biologique.
H. ABRAHAM	T Physique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
E. CARTAN	T Géométrie supérieure.	ROBERT-LÉVY	Zoologie.
M. MOLLIARD	T Physiologie végétale.	H. MOUTON	Chimie physique.
L. LAPICQUE	T Physiologie générale.	F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
E. VESSIOT	T Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Henri VILLAT	T Mécanique des fluides et applications.
A. COTTON	T Physique.	Ch. JACOB	T Géologie ...
J. DRACH	T Analyse supérieure.	P. PASCAL	T Chimie minérale.
Charles FABRY ...	T Physique.	M. FRÉCHET	T Calcul des Probabilités et Physique mathémat.
Charles PÉREZ ...	T Zoologie.	E. ESCLANGON ...	T Astronomie.
Léon BERTRAND...	T Géologiestructurale et géologie appliquée.	M ^{me} RAMART-LUCAS	Chimie organique.
É. BLAISE	T Chimie organique.	H. BÉGHIN	T Mécanique physique et expérimentale.
R. LESPIEAU	T Théories chimiques.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
P. PORTIER	T Physiologie comparée.	PAUTHENIER	Physique (P. C. N.).
E. RABAUD	T Biologie expérimentale.	De BROGLIE	T Théories physiques.
P.-A. DANGEARD ..	T Botanique.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
V. AUGER	T Chimie appliquée.	P. JOB	Chimie générale.
M. GUICHARD	Chimie minérale.	LABROUSTE	Physique du Globe.
Paul MONTEL ...	T Mécanique rationnelle.	PRENANT	Zoologie.
P. WINTREBERT ..	T Anatomie et histologie comparées.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM ...	T Botanique.	BOHN	Zoologie (P. C. N.).
O. DUBOSQ	T Biologie maritime.	COMBES	Sc. naturelles (P. C. N.).
G. JULIA	T Mécanique analytique.	GARNIER	Mécanique rationnelle.
C. MAUGUIN	T Minéralogie.	PÉRÈS	Mécanique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY ..	Pétrographie.	HACKSPILL	Chimie (P. C. N.).
H. BÉNARD	T Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER	Physiologie générale.
A. DENJOY	T Calcul différentiel et calcul intégral.	TOUSSAINT	Technique Aéronautique.
L. LUTAUD	T Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE	Physique (P. C. N.).
		G. RIBAUD	T Hautes températures.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK



À la Mémoire de mes Parents





Digitized by the Internet Archive
in 2026

À mon cher Maître

Louis LAPICQUE

Membre de l'Institut.

Membre de l'Académie de Médecine

Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne

Travail couronné par l'Académie des Sciences

Prix Lallemand 1933

AVANT-PROPOS

Les recherches exposées dans cette thèse ont été effectuées pour la plus grande part au laboratoire de Physiologie générale de la Sorbonne, sous la direction de M. le Professeur Lapicque. Je tiens à signaler tout d'abord l'importance de ma dette envers lui. En effet c'est lui qui m'a orienté vers la recherche. Je suis heureux de lui devoir le meilleur de ma formation intellectuelle. Pendant près de 12 ans j'ai bénéficié de son enseignement si fécond en idées nouvelles, de la fermeté de sa direction scientifique, de ses critiques toujours encourageantes et de ses conseils affectueux. Pendant toute cette période, il a facilité ma tâche par tous les moyens en son pouvoir.

Je suis également très reconnaissant aux Professeurs Erlanger et Gasser qui m'ont aimablement accueilli, en 1929 et 1930, dans leurs laboratoires de l'Université de Washington à Saint-Louis du Missouri, et qui m'ont patiemment initié à l'emploi de l'oscillographe cathodique en Electrophysiologie. Cet instrument constitue, depuis, mon principal outil de recherche.

Je n'oublie pas que c'est grâce à la libéralité de la Fondation Rockefeller que j'ai pu entreprendre ce voyage d'étude aux Etats-Unis, et que je possède actuellement une instrumentation adéquate pour mes recherches présentes.

Je garde une très vive gratitude à M. le Professeur Laugier de la sympathie qu'il m'a toujours témoignée et des précieux conseils qu'il m'a prodigués.

Une grande partie de mes recherches expérimentales ont été faites en collaboration avec les Docteurs Jasper et Dubuisson. Je garderai tou-

jours le meilleur souvenir des efforts communs et des moments d'enthousiasme. Mais je n'oublierai pas non plus les nombreuses difficultés qu'il nous a fallu surmonter et qui m'auraient maintes fois découragé si j'avais constamment travaillé seul.

Enfin je remercie particulièrement ma femme, le Docteur Andrée Monnier-Dumont pour l'aide qu'elle a apportée à de nombreuses expériences, et sa contribution importante à la présentation matérielle de cette thèse.

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU MÉCANISME PHYSICO-CHIMIQUE DE LA SUBORDINATION NERVEUSE

Introduction

Les schémas du système nerveux montrent que son fonctionnement dépend essentiellement du cheminement d'un phénomène particulier le long de voies anatomiquement définies. Si le tracé de ces voies dans leurs parties centripètes et centrifuges est de détermination relativement facile, il n'en est plus de même au sein des centres nerveux. Autrement dit, à l'intérieur des centres, le passage entre les voies afférentes et efférentes est indéterminé, étant donné l'extrême complexité des chemins possibles. Toutefois on supposait jadis qu'il existait parmi ces derniers des voies préférentielles, définies de façon immuable. Les recherches anatomiques récentes n'ont fait qu'accuser encore la complexité des liaisons qui peuvent exister entre les divers éléments d'un centre nerveux. En effet, elles ont établi que la structure du système nerveux est discontinue. Il est formé entièrement de cellules *distinctes*, dénommées neurones, munies de fins prolongements qui réalisent une liaison fonctionnelle par simple contact (synapse) avec des éléments même très éloignés. Ces prolongements constituent la partie essentielle des fibres nerveuses et sont dénommés dans ce cas axones. En outre, les résultats des recherches physiologiques récentes ont montré que les voies intracentrales ne sont pas absolument localisées (FRANZ, SHERRINGTON, LASHLEY) et varient suivant les conditions de l'expérience (par exemple avec la posture de l'animal).

On est donc amené à concevoir un mécanisme d'aiguillage fonctionnel permettant la sélection parmi la multiplicité des voies possibles.

L. LAPICQUE a apporté une contribution essentielle à la solution de ce problème.

Le raisonnement de cet auteur peut être résumé comme suit : on sait que l'activité essentielle de tout élément nerveux est de nature électrique. Chaque fois que d'une manière quelconque l'activité de cet élément est éveillée en un point, c'est-à-dire chaque fois qu'une région de ce dernier est excitée, on peut observer à sa surface un phénomène électrique transitoire (dénommé potentiel d'action). Ce potentiel d'action se propage, et quand il parvient à l'extrémité d'un prolongement neuronique proche d'une terminaison d'un autre neurone, il provoque dans cette dernière un courant transitoire susceptible d'y provoquer à son tour (comme tout stimulus électrique) un potentiel d'action. La commande successive des éléments d'un chaîne nerveuse paraît ainsi se faire par *relais*.

Par conséquent le passage de l'excitation d'un élément nerveux à un élément contigu va dépendre de l'action excitante exercée par le potentiel d'action du premier sur le second. Ce sont donc en définitive les caractéristiques de l'excitabilité des neurones contigus qui vont conditionner leur réponse successive, c'est-à-dire le passage de l'influx nerveux.

Or si on étudie l'excitation d'un tissu quelconque au moyen d'un stimulus électrique, on observe que l'intensité du stimulus et sa durée ne sont pas indifférentes. Ainsi lorsqu'on excite un organe quelconque avec des passages de courant de durée relativement longue, on remarque qu'il existe une intensité minima du courant en dessous de laquelle aucune excitation ne peut être obtenue. Pour la commodité du langage, cette intensité minima a reçu le nom de *rhéobase*. Si maintenant, utilisant un courant de cette intensité, on en réduit le temps de passage, on observe qu'un tel courant, dit rhéobasique, doit être appliqué au tissu, pour qu'une réponse se produise, durant un temps minimum appelé « temps utile ». Or ce temps caractérise le tissu étudié et il varie très largement suivant les organes considérés. Pour des raisons techniques il est préférable de mesurer un temps qui lui est sensiblement proportionnel, à savoir la durée minima du passage du courant qui excite avec une intensité double de la rhéobase. LAPICQUE a nommé cette durée *chronaxie*.

La chronaxie, selon le tissu étudié, est très différente. Elle fixe l'ordre de grandeur des durées que doivent avoir les stimuli pour être efficaces. Ainsi des organes de grande chronaxie exigent des stimuli plus durables, toutes choses égales d'ailleurs, que les tissus de chronaxie brève.

Il résulte, en outre, du rapprochement entre les travaux d'auteurs nombreux, ainsi que d'études directes récentes, que le potentiel d'action d'un organe a une durée sensiblement proportionnelle à sa chronaxie.

En résumé, un élément nerveux d'une chronaxie donnée exige, pour son excitation électrique, des stimuli dont la durée est d'un ordre de grandeur défini. Or, il se trouve que cet ordre de grandeur est aussi celui de la durée du potentiel d'action de cet élément. En conséquence l'égalité des chronaxies de deux éléments nerveux contigus représente, toutes choses égales d'ailleurs, la condition optima du passage de l'excitation entre ces deux éléments. Il apparaît donc que les conditions du passage le long

d'une chaîne nerveuse vont être fixées par les caractéristiques chronologiques de l'excitabilité (ou chronaxie) de chaque maillon.

Telle est schématiquement la théorie chronologique du système nerveux proposée par L. LAPICQUE ⁽¹⁾.

Ainsi apparaît la possibilité d'aiguillages fonctionnels parmi les innombrables voies dans les centres nerveux, l'influx suivant de préférence les voies dont les éléments sont chronologiquement accordés, c'est-à-dire ont des chronaxies semblables.

Mais, telle quelle, cette conception se heurterait à une difficulté importante. En effet, elle admettrait implicitement la fixité des voies intracentrales, celles-ci étant déterminées par les chronaxies des éléments nerveux les composant. A priori, la diversité extrême du fonctionnement du système nerveux central impliquant des voies, non définies une fois pour toutes, mais susceptibles d'une grande variété, il faut envisager la possibilité d'aiguillages variables. Selon la théorie chronologique, ces aiguillages variables ne peuvent se concevoir autrement que par l'intermédiaire de changements de chronaxies des éléments nerveux.

Or l'existence de variations de chronaxies, susceptibles de provoquer de tels aiguillages variables, a pu être expérimentalement démontrée en premier lieu par L. et M. LAPICQUE. Ainsi la chronaxie d'un nerf moteur, par exemple, peut varier autour d'un niveau moyen ; celui-ci dépend de la structure interne du nerf, aussi a-t-il été dénommé chronaxie de constitution. Ces modifications de chronaxie, à partir de cette dernière, semblent dues à l'influence de certains centres, ceux-ci ayant pour effet de faire varier les chronaxies des éléments nerveux qui leur sont subordonnés, changeant ainsi les conditions du passage de l'influx à travers ces éléments. Pour cette raison les chronaxies ainsi modifiées sous l'action de certains centres ont reçu le nom de chronaxies de subordination.

Nous nous sommes proposé de rechercher expérimentalement le mécanisme de la subordination, laquelle paraît traduire un phénomène essentiel du fonctionnement du système nerveux.

CHAPITRE I

La chronaxie de subordination

En 1909, LAPICQUE (83) avait déjà insisté sur le fait que, pour obtenir des mesures stables des paramètres de l'excitabilité nerveuse, il est indispensable de soustraire le nerf à l'action des centres, soit par une destruction de ceux-ci, soit par une section du nerf. M. LAPICQUE en 1923 (92) a précisé cette action des centres sur le nerf : la chronaxie des fibres motrices est en

⁽¹⁾ L'exposé, le plus récent et le plus général qu'ait fait LAPICQUE de sa théorie, est contenu dans le « Nouveau Traité de Psychologie » de G. DUMAS (85).

général plus petite quand elles sont en liaison avec les centres en état d'activité. La première confirmation de ce fait, à savoir une modification de l'excitabilité d'un nerf sous l'influence des centres, peut être attribuée à ACHELIS (1) ; mais la technique suivie par cet auteur ne lui permettait pas de chiffrer la modification observée en fonction de la chronaxie.

L. et M. LAPICQUE (86-87) ont proposé de nommer la chronaxie ainsi modifiée par action des centres : chronaxie de « subordination » par opposition avec la chronaxie qu'a le nerf lorsqu'il n'est plus soumis à l'activité de ces derniers, chronaxie qui est désormais qualifiée : chronaxie de « constitution ».

D'autre part BOURGUIGNON (22) a montré, chez l'Homme, que les muscles qui déterminent un même mouvement d'un membre ont une chronaxie différente de celle des muscles antagonistes de ce mouvement. Ce fait rentrerait immédiatement dans la théorie chronologique du système nerveux de LAPICQUE (82) en montrant la possibilité d'une commande sélective d'un muscle ou de son antagoniste. Mais on pouvait se demander si cette différence des chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs d'un même membre, résidait dans une différence de propriété de ces muscles ou des nerfs les commandant. En effet, si elle était due à une différence des chronaxies nerveuses on pouvait s'attendre à observer, sur un tronc nerveux commandant des muscles antagonistes et synergiques, des potentiels d'action de durée et de vitesse inégales, car on sait que, d'une manière générale, la vitesse et la durée du potentiel d'action sont fonction de la chronaxie. Or, ERLANGER et GASSER (41) ont bien observé des potentiels d'action composites dans les nerfs mixtes, mais les ondes motrices (ondes α) ont toutes sensiblement mêmes vitesses, mêmes durées et de plus mêmes chronaxies [BISHOP et HEINBECKER (15)]. Mais, ces dernières expériences ont été exécutées sur des nerfs isolés. La différence de chronaxies des fibres commandant des groupes de muscles différents paraît donc n'exister que *in situ*. Elle est d'origine centrale car elle est abolie non seulement par section du tronc nerveux commun, mais encore par l'action des anesthésiques [L. et M. LAPICQUE (86), LAPICQUE et KAJIWARA (91), RUDEANU (116), JASPER (76)]. Les chronaxies différentes observées *in situ* sur les nerfs des fléchisseurs et des extenseurs sont donc des chronaxies de subordination. Elles ne sont pas apparemment liées à des différences de structure des dits muscles car ceux-ci ont des vitesses de contraction qui ne sont pas en rapport avec les dites chronaxies de subordination [VIERSMA (126)].

La modification des chronaxies motrices périphériques sous l'effet des centres, n'est pas limitée aux Vertébrés mais est un phénomène général. L. et M. LAPICQUE l'ont retrouvé chez le Calmar (88), l'Escargot (95).

Tous les centres paraissent, à des degrés divers susceptibles de modifier les chronaxies périphériques. Celui qui néanmoins paraît avoir l'action modificatrice la plus forte est le thalamus [L. et M. LAPICQUE (86-93)]. Une section pratiquée en dessous de cet organe abolit presque entièrement la différence entre les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs. Toute-

fois, sur une Grenouille spinale, une très légère dose de caféine (nettement insuffisante pour altérer les caractéristiques du nerf lui-même) rend la moelle susceptible de modifier la chronaxie des nerfs moteurs [M. LAPICQUE et WAHL (97)].

Le fait qu'il existe une hiérarchie parmi les centres responsables de la subordination paraît général, car il a été également mis en évidence chez le Crabe par A. B. et P. CHAUCHARD (30) et H. H. JASPER (78).

Mais la meilleure preuve de l'origine centrale du phénomène de subordination paraît résider en ce que la chronaxie est susceptible d'une régulation par voie réflexe. En effet, L. et M. LAPICQUE (87), LAUGIER, LIBERSON et NÉOUSSIKINE (100), RUDEANU (116) ont montré que la chronaxie d'un nerf dépend de la posture du membre correspondant (1). On observe même que le *signe* de la différence entre les chronaxies des nerfs commandant des muscles antagonistes est fonction de la posture. Ainsi le signe de cette différence s'inverse quand on passe, par exemple, de la flexion à l'extension. Ce fait semble étroitement apparenté à la « commande réciproque » de SHERRINGTON que nous aurons l'occasion de discuter.

De plus le comportement d'un animal paraît reposer entièrement sur la différence entre les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs, c'est-à-dire sur l'inégale modification de ces chronaxies sous l'effet des centres. Donc, chaque fois que, par suite d'une intervention sur les centres, le comportement normal est altéré, la différence entre les chronaxies ci-dessus est abolie, quelle que soit d'ailleurs la posture des membres considérés. C'est en effet ce qu'on observe sur le Chien après administration d'anesthésiques [L. et M. LAPICQUE (86), RUDEANU (116), RUDEANU et BONVALLET (117)], ou d'alcool [KAJIWARA (91)], alors que la coordination des mouvements n'existe plus.

En outre, les troubles de la coordination consécutifs à l'ablation du cervelet sont parallèles à des perturbations dans la valeur et le signe de la différence entre les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs [RUDEANU et BONVALLET (118)].

Il est très remarquable qu'une telle différence entre les chronaxies des antagonistes reflète les nuances les plus délicates de la coordination des mouvements. En effet, H. H. JASPER a observé que chez l'Homme (75), le Rat, le Singe (77) et la Grenouille (76), la distribution des différences entre les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs, pour une position donnée de tous les membres, variait selon que le sujet était droitier ou gaucher. Il faut ajouter que cette différenciation des chronaxies selon l'orientation droitière ou gauchère est abolie à la suite de l'administration d'anesthésiques, ce qui prouve son origine centrale et ne permet pas d'attribuer ces résultats à des erreurs de mesures.

(1) Il se peut également que les changements de chronaxie observés chez l'Homme, à la suite de l'effort musculaire, par LAUGIER et LIBERSON (99) et par COVACIU ULMEANU et NÉOUSSIKINE (31) soient d'origine réflexe.

Il est facile d'apercevoir une conséquence du fait que la coordination des mouvements dépend de l'inégalité des chronaxies des antagonistes, inégalité variable avec la posture et d'origine essentiellement centrale. En effet, étant donnée l'extrême complexité des mouvements, il est à prévoir que l'activité des centres qui entraîne cette inégalité des chronaxies est susceptible d'une grande diversité de localisation et d'intensité. Or, si on admet que la chronaxie est aussi un indice de l'activité fonctionnelle, on devrait s'attendre à observer une chronaxie dans les centres essentiellement variable d'un instant à l'autre.

En effet, ainsi que l'ont montré A. et B. CHAUCHARD (28-29), CARDOT, RÉGNIER, SANTENOISE et VARE (26), la chronaxie des différents points de l'écorce est extrêmement fluctuante chez l'animal éveillé, soit spontanément soit par suite de diverses actions périphériques. Les anesthésiques notamment ont pour effet de la porter à un niveau élevé stable, ce qui est l'indice de la suppression d'une activité particulière et est peut-être le mécanisme essentiel de l'anesthésie. En outre, il est probable que les différences que l'on observe entre les lois de sommation correspondant aux réflexes, soit que l'on considère l'animal intact, l'animal spinal, ou l'animal dont certains centres sont soumis à certains agents chimiques [KREEZER (80)], doivent être attribuées à l'action exercée par les centres sur les chronaxies des neurones médullaires.

Il est à noter que, de même que l'activité des centres modifie la chronaxie des nerfs moteurs correspondants, l'activité de certains nerfs altère la chronaxie des organes qu'ils commandent. Ainsi, FREDERICQ (51) puis M. LAPICQUE et C. VEIL (96), FIELD et BRÜCKE (46), FREDERICQ et BROUHA (62) ont montré que la chronaxie cardiaque était réduite par excitation du vague. De plus, la dite chronaxie est augmentée par faradisation du sympathique [FREDERICQ (54)]. De même chez les Invertébrés, l'excitation des fibres inhibitrices raccourcit la chronaxie du cœur [FREDERICQ (61)]. L'activité du cordon ganglionnaire cardiaque diminue considérablement la chronaxie du myocarde de la Limule [DUBUISSON (36)]. En outre, la faradisation du pneumogastrique réduit la chronaxie de l'estomac [FLORKIN (48-49)], de même que l'excitation du nerf hypogastrique diminue la chronaxie de la vessie [FREDERICQ (57)]. Enfin, L. et M. LAPICQUE (89-90-94) ont montré que l'excitation des fibres sympathiques raccourcit la chronaxie des muscles squelettiques.

Nous verrons comment de telles modifications de la chronaxie d'un organe par l'activité d'un nerf correspondant, peuvent être rattachées aux changements de chronaxies sous l'effet de l'activité des centres.

Ce bref aperçu des travaux antérieurs suffit à montrer l'importance physiologique de la chronaxie de subordination. Avant d'exposer nos résultats expérimentaux qui contribuent à élucider le mécanisme de ce phénomène fondamental, nous mentionnerons les théories qui ont été jusqu'ici proposées pour en rendre compte. Aucune de ces dernières ne s'est révélée satisfaisante.

Théories actuelles sur le mécanisme de la subordination

On pourrait croire que la chronaxie de subordination est liée à une activité préalable du nerf. On sait, en effet, depuis ADRIAN et LUCAS (6), que la période réfractaire qui succède à un influx nerveux est suivie d'une période pendant laquelle le nerf est légèrement plus excitable (phase « supernormale » de l'excitabilité). Mais, il ressort d'un travail ultérieur d'ADRIAN (3-4) que ce phénomène ne se manifeste pleinement qu'en des conditions anormales (acidité du liquide de Ringer dans lequel le nerf a été préalablement lavé) et que de plus la chronaxie durant cette période n'est pas altérée. Donc la phase supernormale n'est pas la cause de la chronaxie de subordination. BOUMAN (20-21) a cru trouver l'origine de celle-ci également dans l'activité des nerfs. Il a supposé que les fibres nerveuses où se manifeste la chronaxie de subordination, sont en réalité excitées de façon subliminaire par des influx se propageant dans les fibres voisines. En effet, la possibilité d'un effet stimulant provoqué par le potentiel d'action d'une fibre sur une fibre avoisinante semblait assez probable d'après un fait observé par ADRIAN (3) : lorsque des terminaisons sensorielles mettent en œuvre le nerf correspondant, les influx qui parcourent les fibres de ce dernier se succèdent d'abord sur un rythme très irrégulier. Mais après un certain trajet dans la direction des centres, un rythme défini apparaît ; les divers influx semblent se propager, en phase, selon un même rythme. Ce synchronisme des influx de toutes les fibres du nerf paraissait dû à l'action stimulante des courants d'action de chaque fibre sur les fibres voisines.

Mais récemment E. A. BLAIR et ERLANGER (19) ont montré, de façon péremptoire, que l'action excitante exercée par les potentiels d'action des fibres nerveuses sur celles situées à leur périphérie, est négligeable. En conséquence, l'origine de la chronaxie de subordination ne saurait reposer sur la dérivation du courant d'action en dehors de certaines fibres.

Il se pourrait qu'elle dépende, ainsi que le suppose FREDERICQ (59), de la libération d'une substance de propriété analogue à celle dégagée d'après LÆWI (102) dans le liquide perfusant un cœur ralenti par excitation du vague. Ce liquide, dit « vagal », diminue la chronaxie du myocarde comme le fait la faradisation du vague [FREDERICQ (53-55)]. Nous verrons ce qu'il faut penser de cette dernière théorie et comment, modifiée d'une certaine façon d'après nos résultats expérimentaux, elle peut rendre compte de certains phénomènes.

Ainsi, aucune de ces diverses théories de la chronaxie de subordination n'est acceptable. Nous avons donc entrepris de rechercher si les centres ne modifiaient pas d'autres caractéristiques des nerfs en même temps qu'ils en altèrent la chronaxie. Les expériences nous ont montré qu'en effet, la chronaxie n'est pas la seule caractéristique nerveuse susceptible de changement du fait de l'action des centres dénommée subordination. L'étude objective des modifications subies par les diverses caractéristiques du nerf, soumis à cette action des centres, nous a permis de préciser le

mécanisme de ce phénomène. Nous allons exposer en détail nos recherches qui jusqu'ici n'ont été publiées que de manière succincte [MONNIER et JASPER (109-110-111-112)].

CHAPITRE II

Relation entre la vitesse de propagation du potentiel d'action et la chronaxie de subordination

Il s'agissait de mesurer sur un nerf, tour à tour soumis et soustrait à l'action des centres, la vitesse de propagation du potentiel d'action concurremment avec la chronaxie.

a) Méthode

Le potentiel d'action était observé et photographié à l'aide d'un oscillographe cathodique, selon un dispositif semblable dans son principe à celui imaginé par GASSER et ERLANGER (66).

Etant donné la brièveté du potentiel d'action, ce procédé permet seul un enregistrement fidèle de la forme de ce dernier et une mesure exacte de sa vitesse de propagation. Nous ne décrivons pas ici ce procédé dans son ensemble, car il est actuellement bien connu ⁽¹⁾.

En résumé, le nerf étudié est placé sur deux paires d'électrodes AB et CD (fig. 1). Une paire de celles-ci CD reçoit le courant stimulant, l'autre AB constitue les électrodes réceptrices. Parmi ces dernières, l'électrode la plus rapprochée des électrodes stimulantes est reliée à la borne de l'amplificateur en liaison avec la terre, tandis que l'autre est connectée à la grille de la première lampe de l'amplificateur. Un commutateur tournant à raison de 1 tour en 2 secondes commande les clés du circuit réglant le déplacement horizontal du spot cathodique. Convenablement décalée de façon à être manœuvrée un peu après le départ du spot, se trouve une clé, par l'intermédiaire de laquelle le nerf est stimulé électriquement. A chaque tour du commutateur le potentiel d'action issu sous la cathode stimulante se propage le long du nerf et dès qu'il atteint les électrodes réceptrices il produit entre celles-ci une différence de potentiel qui, amplifiée, déplace vers le haut le spot cathodique. Ce dernier, alors en mouvement horizontal, trace la forme du potentiel d'action, dont une photographie peut être obtenue en appliquant un film contre le fond du tube cathodique ⁽²⁾.

⁽¹⁾ Nous avons d'ailleurs exposé les détails de cette technique dans deux publications. [A. M. MONNIER (106-107)].

⁽²⁾ Les films utilisés sont des films pour Rayons X à double couche d'émulsion (Eastman) dont la sensibilité est suffisante pour donner des enregistrements très lisibles à la suite d'un *seul* passage du spot cathodique.

La vitesse de propagation de ce potentiel est calculée d'après le temps mis par celui-ci pour franchir la distance entre la cathode stimulante et la première électrode réceptrice reliée au sol (temps de conduction). Ce temps peut être aisément déterminé, car une partie du courant stimulant est dérivé vers les électrodes réceptrices (phénomène d'électrotonus physique). L'instant du début du stimulus est ainsi marqué sur le film sous la forme d'un bref crochet. Comme d'autre part on peut connaître la vitesse de translation horizontale du spot, il est facile de mesurer le temps écoulé entre l'arrivée du potentiel d'action à la première électrode réceptrice et l'instant du début du stimulus.

Afin que le temps perdu entre le début du stimulus et le départ du potentiel d'action soit aussi petit que possible vis-à-vis du temps de conduction, le stimulus utilisé est extrêmement bref (décharge de condensateur de constante de temps égale au cinquième de celle correspondant à la chronaxie). Toutefois comme la longueur du segment de nerf traversé par l'influx est en tout cas fort petite (3 cm. au maximum) ce temps perdu ne peut être négligé par rapport au temps de conduction. Aussi, afin d'en tenir compte dans une certaine mesure, avons-nous effectué la correction suivante : nous avons admis, selon EUCKEN (42), que la durée utile d'une décharge stimulante aussi brève est les $\frac{85}{100}$ de la constante de temps.

Autrement dit, nous avons supposé que le temps perdu entre le début du stimulus et le départ de l'influx est égal à cette durée utile. Cette correction, même si les conclusions d'EUCKEN se révélaient inexactes, serait tout de même légitime, car elle revient à ne point négliger complètement le temps perdu lequel n'est évidemment pas égal à zéro.

De plus nous avons toujours utilisé une intensité du stimulus juste liminaire, cela pour deux raisons :

1^o Afin de n'exciter que quelques fibres nerveuses. De ce fait, celles-ci sont de caractéristiques fort voisines.

2^o Afin que le potentiel d'action prenne naissance juste sous la cathode stimulante et non pas à une distance indéterminée de celle-ci par suite de la diffusion de l'excitation due à un courant trop fort comme l'a indiqué ADRIAN (2). En effet, ceci eût introduit une incertitude sur la longueur du nerf réellement traversée par l'influx, d'où erreur possible sur la vitesse de ce dernier.

Pour que les potentiels d'action, dus à quelques fibres seulement, soient lisibles, nous avons utilisé un amplificateur ayant un fort coefficient d'amplification, de sorte que nous avons sur l'écran du tube cathodique une sensibilité de 5 à 20 microvolts par millimètre, selon les expériences.

Les chronaxies étaient mesurées au moyen de la méthode classique des décharges de condensateurs. Le montage employé était identique dans son décrit en premier lieu par LAPICQUE (84) et utilisé presque simultanément, d'une façon indépendante, par HERMANN (70) (fig. 1).

Lors de la fermeture de la clé M, commandée par le commutateur tournant, une différence de potentiel est brusquement établie aux bornes du

potentiomètre P. Le condensateur C se charge alors avec une vitesse fonction à la fois de sa capacité et de la résistance R. Lors de l'ouverture de la clé M le condensateur se décharge à travers la résistance R et le potentiomètre P. Seule une partie des courants de charge et de décharge circule

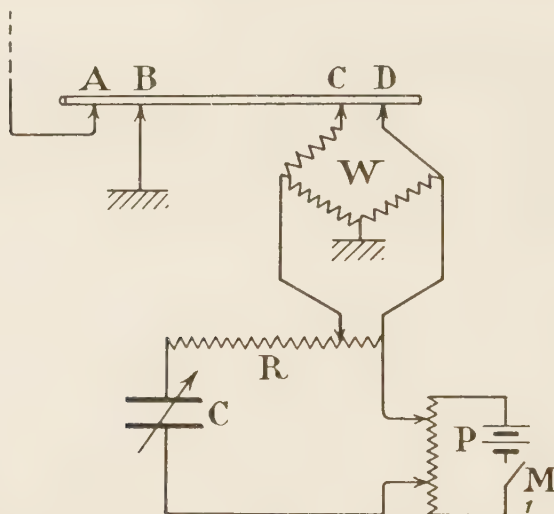


FIG. 1. — Schéma du circuit d'excitation du nerf : A B = électrodes destinées à recueillir le potentiel d'action. A est reliée à la grille de la première lampe amplificatrice ; B est reliée au sol. C D = électrodes impolarisables reliées au circuit d'excitation. W = pont de Wheatstone équilibré de telle sorte que l'électrode C se trouve constamment au même potentiel que l'électrode réceptrice B. Les branches du pont sont formées de résistances réglables, non inductives, de l'ordre de 5000 ohms. R = résistance non inductive de 10.000 ohms. C = capacité variable. P = potentiomètre de résistance totale 100 ohms. M = clé de manœuvre.

dans le nerf. En effet, afin que la résistance indéterminée du nerf ne vienne pas modifier de façon sensible la constante de temps du circuit, le cinquième seulement de la résistance R est intercalé entre les électrodes stimulantes. Ceci est l'application du principe du shunt, selon LAPICQUE (84).

Le sens du courant dans le potentiomètre est choisi tel que l'électrode stimulante la plus proche des électrodes réceptrices, soit cathode lorsque le condensateur se décharge, c'est-à-dire à la suite de l'ouverture de la clé M. Ceci en raison du fait que les ruptures d'un contact sont toujours plus franches que les fermetures où il se produit toujours des irrégularités dues au rebondissement des pièces.

Le courant de charge du condensateur, qui s'établit consécutivement à la fermeture de la clé M et qui est de signe inverse de la décharge, a l'avantage d'annuler les résidus de polarisation laissés par cette dernière, soit à la surface du nerf, soit aux électrodes.

La rhéobase est déterminée à l'aide de la décharge d'une capacité élevée (5 *mfd*). La chronaxie est calculée par la formule de LAPICQUE

$$\text{Chronaxie} = \frac{3}{8} RC.$$

d'après la valeur de la capacité chargée initialement au double du potentiel rhéobasique.

Le circuit d'excitation n'est pas relié directement aux électrodes stimulantes, mais le segment de nerf compris entre ces dernières, est inclus dans le bras d'un pont de Wheatstone équilibré W. Cet artifice imaginé par BISHOP (14) permet de porter au même potentiel la cathode stimulante, et la première électrode réceptrice. Ainsi la dérivation du courant stimulant vers les électrodes réceptrices peut être considérablement réduite ce qui est souvent nécessaire pour obtenir des tracés lisibles. En outre ce procédé a l'avantage de compenser virtuellement les capacités par rapport au sol des divers instruments composant le circuit d'excitation. Ces capacités, que nous nous sommes efforcés de réduire ici au minimum en employant des appareils peu volumineux, sont nuisibles, car elles ont pour effet à la fois de déformer quelque peu les tracés et d'introduire une erreur systématique dans la mesure des chronaxies ⁽¹⁾ [A. M. MONNIER et A. MONNIER-DUMONT (108) et MONNIER (107bis)].

b) Choix du nerf

Les diverses recherches antérieures sur la chronaxie de subordination ont toutes indiqué que ce phénomène était plus accusé sur les nerfs actionnant certains muscles que sur d'autres.

Aussi, la chronaxie de subordination se manifestant sur les nerfs commandant des groupes de muscles définis, nous avons cherché, afin d'avoir des résultats nets, à étudier un nerf qui se rende tout entier à un même muscle. Nous nous sommes adressé au nerf du gastro-cnémien de la Grenouille, lequel présente un phénomène de subordination marqué [M. LAPICQUE (92)].

Ce nerf est à la fois fort court et fort petit. Son faible diamètre le rend particulièrement fragile et très sensible à la dessiccation. Son étude exige donc une dissection soignée.

Nous étions de plus assurés d'avoir ainsi un nerf dont les fibres motrices étaient aussi homogènes que possible et dont les fibres sensorielles étaient relativement peu nombreuses car celles-ci sont, dans ce nerf, presque entièrement proprioceptives.

⁽¹⁾ Ces capacités par rapport au sol se comportent comme une capacité accessoire qui se déchargerait dans le nerf lors de la manœuvre de la clé M. On comprend qu'il y a lieu de les réduire autant que possible et qu'il est en tout cas avantageux de les éliminer virtuellement au moyen du montage en pont de Wheatstone.

Technique opératoire. — Au cours d'essais préalables nous n'avions observé que rarement la diminution de la chronaxie nerveuse sous l'action des centres. L. LAPICQUE nous a suggéré que la dissection assez importante, que nous étions obligé d'effectuer pour placer un segment de nerf sur les électrodes, produisait un choc opératoire qui abolissait l'activité des centres. Nous avons reconnu qu'en anesthésiant préalablement la Grenouille en la faisant respirer à travers un tampon d'ouate imbibé de chloroforme, la dissection ne nuisait point à l'activité des centres. En effet, sitôt après le réveil de l'animal cette activité se manifestait beaucoup plus souvent, c'est-à-dire réduisait la chronaxie du nerf étudié (chronaxie de subordination), comme une section ultérieure le montrait.

La Grenouille, anesthésiée comme il est dit ci-dessus, était immobilisée sur une plaque de liège à l'aide de sangles. L'artère iliaque était tout d'abord ligaturée suffisamment haut de façon à supprimer l'irrigation de la patte postérieure. Ainsi évitions-nous toute hémorragie au cours de la dissection, laquelle aurait eu pour effet immédiat de diminuer définitivement l'activité des centres.

Ensuite le sciatique était délicatement séparé des tissus environnants. Toutes les collatérales, depuis le rameau cutané fémoral postérieur jusqu'au nerf tibial inclus, étaient sectionnées, de sorte que le nerf pouvait être entièrement soulevé jusqu'à son entrée dans la cavité abdominale. Le gastrocnémien était ensuite disséqué, tout en respectant sa liaison nerveuse avec le sciatique, et déposé sur une petite gouttière en cire molle. Grâce à cette disposition, nous pouvions déterminer la chronaxie du nerf du gastrocnémien par l'observation à la fois du potentiel d'action nerveux et de la secousse du muscle.

Les électrodes, en fil d'argent fraîchement chloruré, destinées à stimuler le nerf et à recueillir le potentiel d'action étaient disposées de la façon suivante : une paire d'électrodes stimulantes ⁽¹⁾ étaient placées sous le sciatique aussi près que possible de l'entrée de ce nerf dans la cavité abdominale. L'électrode réceptrice reliée à la terre était disposée aussi loin qu'il se pouvait des électrodes stimulantes, près de l'insertion du tibial. L'électrode de grille s'appuyait sur le nerf pénétrant dans le gastrocnémien.

Il est bien évident qu'il eût été préférable que les deux électrodes réceptrices (terre et grille) eussent été placées toutes deux sur le rameau innervant le gastrocnémien. Mais vu le peu de longueur de ce nerf, il ne pouvait en être ainsi. Il est donc certain que le potentiel d'action recueilli avec seulement l'électrode de grille reposant sur ce rameau, l'électrode liée au sol étant placée sur le sciatique, n'est pas uniquement composé du potentiel d'action correspondant au nerf du gastrocnémien. Il doit être en ce cas, plus ou moins mélangé aux potentiels d'action des collatérales sectionnées ainsi que l'ont montré BISHOP, ERLANGER et GASSER (14). Mais il est d'autre

⁽¹⁾ Ces électrodes stimulantes étaient écartées d'environ 7 mm. l'une de l'autre. On sait que des écartements plus faibles donnent des chronaxies apparentes notablement réduites (CARDOT et LAUGIER) (25).

part évident que le mélange est d'autant moindre que le stimulus utilisé est plus faible, c'est-à-dire d'autant plus réduit qu'il y a moins de fibres excitées. En effet, lorsque nous utilisons des stimuli juste liminaires, nous observons un potentiel d'action formé d'une onde unique. Ce n'est qu'avec des stimuli plus forts qu'il prenait une allure composite. Dans ce cas, le potentiel d'action principal était accompagné d'une ou de deux ondes d'amplitude et de décalage très variables d'une expérience à l'autre. En conséquence ces ondes accessoires étaient bien des ondes parasites dues aux fibres sectionnées et non pas des ondes β et γ d'ERLANGER et GASSER (41) qui sont dues aux fibres de faible diamètre. Ces dernières ondes n'apparaissent d'ailleurs que pour des stimuli d'intensité supérieure au seuil des ondes étudiées ici (ondes α).

La Grenouille ainsi préparée était enfermée dans une enceinte où une atmosphère humide était soigneusement entretenue. Celle-ci était formée d'une boîte métallique munie de vitres sur deux de ses faces. Elle constituait ainsi un bon écran électrostatique, tout en permettant l'examen de la préparation.

c) Résultats

A condition d'observer, soit des potentiels d'action liminaires, soit les contractions juste perceptibles du muscle, nous avons toujours obtenu sensiblement les mêmes valeurs pour la chronaxie, que nous l'ayons mesurée par l'intermédiaire du potentiel d'action nerveux ou de la secousse du gastro-cnémien.

1° *Nerf en liaison avec les centres.* — *Chronaxie* : Insistons sur le fait que chez le nerf en liaison avec les centres, les effets de l'anesthésie étant dissipés, les paramètres de l'excitabilité sont souvent variables d'un instant à l'autre : la rhéobase et la chronaxie sont alors des grandeurs largement *fluctuantes*. En conséquence leurs valeurs mesurées à un instant ne sont plus les mêmes l'instant d'après. Tout au plus peut-on saisir une valeur moyenne. La difficulté de déterminer un chiffre approximatif est plus grande encore quand il s'agit de la chronaxie. En effet, la valeur de la chronaxie étant fonction du double de la rhéobase, si cette dernière est aussi fluctuante, la fluctuation apparente de la chronaxie sera plus considérable que sa fluctuation propre. Donc toute mesure de la chronaxie d'un nerf en liaison avec les centres est sujette à une erreur probable assez considérable (1). C'est pourquoi, dans nos expériences nous n'avons

(1) Il existe toutefois une méthode de mesure de la chronaxie qui réduit beaucoup cette erreur probable, c'est la méthode statistique préconisée par H. H. JASPER (75) qui consiste à répéter le même stimulus une vingtaine de fois, de seconde en seconde. Ce dernier correspond à la valeur la plus probable du seuil considéré pendant ces essais, s'il a provoqué une dizaine de réponses.

admis que la chronaxie du nerf avait été modifiée par l'action des centres que, lorsque, à la suite de la section ultérieure, sa valeur était accrue d'au moins 15%. Quand la mesure de la chronaxie donnait pour celle-ci un chiffre différent avant et après la prise de l'oscillogramme destiné à fournir la vitesse de propagation, nous considérons comme valeur probable de la chronaxie, au moment de l'oscillogramme, soit la moyenne de ces deux chiffres, soit celui le plus rapproché de l'instant de l'enregistrement. Ceci dans le cas où les deux mesures de chronaxie n'étaient pas effectuées à deux instants encadrant exactement la prise de l'oscillogramme.

Vitesse de propagation. — Pour mesurer la vitesse de propagation nous utilisons en vertu des raisons énumérées plus haut un stimulus bref (décharge de condensateur de constante de temps égale au cinquième environ de la constante de temps de la décharge chronaxique). Or, sur le nerf soumis à l'action des centres ou séparé de ceux-ci, nous avons observé un fait nouveau [A. M. MONNIER et H. H. JASPER (109-110)] qui d'ailleurs a été trouvé, presque à la même date, par E. A. BLAIR et ERLANGER (18): lorsqu'on stimule avec une décharge de condensateur brève, de deux secondes en deux secondes, avec une intensité juste lumineuse: 1°) l'amplitude de la réponse électrique du nerf n'est pas constante; 2°) le temps de conduction, exprimé sur l'oscillogramme par la distance entre la dérivation due au stimulus et le potentiel d'action, varie. En conséquence la vitesse de propagation change d'un essai à l'autre. Nous nous sommes demandé si le temps de conduction n'était pas réduit quand l'amplitude de la réponse était grande. En effet, dans ce cas, on pouvait supposer que le seuil à certains instants était plus bas qu'à d'autres, donc le stimulus, alors supra liminaire, aurait pu exciter le nerf à quelque distance de la cathode, d'où réduction de la longueur de nerf parcourue par l'influx, c'est-à-dire diminution du temps de conduction.

Mais au cours de nos expériences, nous n'avons pas observé, pour un stimulus constant, de corrélation nette entre l'amplitude de la réponse et la vitesse de conduction. Cette dernière était donc vraiment une grandeur fluctuante. Bien entendu, lorsque nous utilisons des stimuli supra liminaires le temps de conduction était réduit du fait de la stimulation à distance de la cathode. En ce cas, la gamme de variations du temps de conduction était réduite, comme l'ont également observé BLAIR et ERLANGER (18).

Donc, pour déterminer la valeur probable de la vitesse de propagation sous l'action des centres, nous la calculons d'après la moyenne des mesures données par 10 ou 20 oscillogrammes pris successivement de deux en deux secondes (tableaux I, II et V) avec des stimuli exactement semblables.

2° *Nerf séparé des centres.* — Pour réaliser cette séparation, nous sectionnions les trois nerfs lombaires constituant le sciatique aussi près que possible de la colonne vertébrale, tout en immobilisant soigneusement la préparation afin de ne point modifier la position du nerf sur les diverses électrodes. De cette manière le nerf était coupé à une distance d'au moins 2 à 3 cm. de la cathode stimulante. Ainsi, comme nous le discutons plus loin, vu son éloignement, la section ne pouvait exercer d'action sensible durable sur l'excitabilité du nerf au lieu de sa mesure. Toutefois nous attendions quelques minutes après la section avant d'exécuter nos déterminations, cela afin d'éviter la période durant laquelle la section aurait pu altérer les caractéristiques du nerf.

Ensuite nous répétions les mesures de chronaxies et de vitesses dans l'ordre indiqué précédemment.

Dans environ deux expériences sur trois, nous avons observé consécutivement à la section les modifications suivantes :

Chronaxie. — A la suite de la section du nerf, la chronaxie s'est élevée. Parallèlement la rhéobase a souvent diminué.

Ces deux paramètres, de fluctuants qu'ils étaient avant la section, deviennent remarquablement constants après.

Vitesse de propagation. — Dans les cas où, après section, la chronaxie du nerf s'est montrée accrue, nous avons toujours observé un temps de conduction diminué, c'est-à-dire une vitesse augmentée. De plus, le temps de conduction est alors moins fluctuant d'un oscillogramme à l'autre, autrement dit : la vitesse est nettement plus constante.

Voici, à ce point de vue deux expériences typiques :

1° 20 novembre (a). Tableau I et fig. 2.

Avant section des nerfs lombaires, la chronaxie était 0.22σ ; le temps de conduction était en moyenne égal à 0.78σ et largement fluctuant.

Après section la chronaxie s'est élevée à 0.42σ et le temps de conduction moyen a diminué jusqu'à 0.67σ et est devenu nettement moins fluctuant.

TABLEAU I. — Expérience du 20 novembre (a)

Temps de conduction en σ <i>avant</i> section des nerfs lombaires	Temps de conduction en σ <i>après</i> section des nerfs lombaires	Temps de conduction en σ <i>avant</i> section des nerfs lombaires	Temps de conduction en σ <i>après</i> section des nerfs lombaires
0.64	0.48	0.94	0.63
0.54	0.67	0.94	0.77
0.64	0.97	0.89	0.68
0.59	0.63	0.83	0.58
0.49	0.71	0.64	0.60
0.49	0.71	0.83	0.60
0.49	0.81	1.05	0.63
1.43	0.81	0.69	0.58
0.73	0.67	0.64	0.63
0.74	0.67	1.19	0.58
0.94	0.67		
		moyennes 0.78	0.67

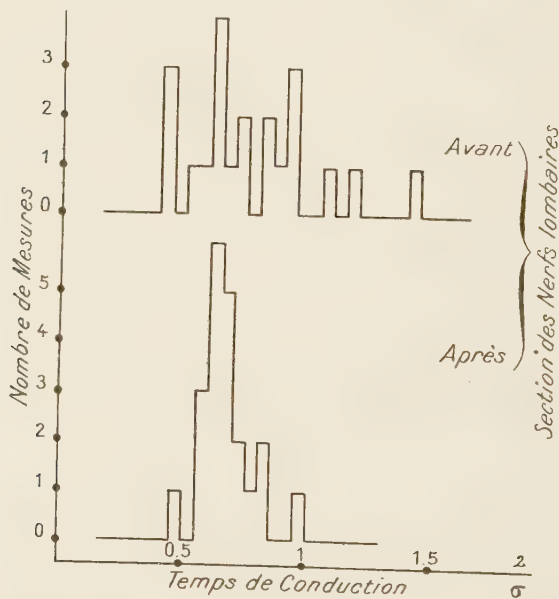


FIG. 2. — Expérience du 20 novembre (a) : Graphique des mesures successives du temps de conduction de l'influx dans le nerf du gastro-cnémien de la Grenouille, avant et après la section des nerfs lombaires. La dite section a ramené à sa valeur normale (0.42 σ) la chronaxie primitivement réduite par subordination (0.22 σ), tout en diminuant la fluctuation et la valeur moyenne du temps de conduction.

Donc du fait de la suppression de l'action des centres sur le nerf par la section de ce dernier, la chronaxie s'est accrue, le temps de conduction a diminué et est devenu plus constant. La vitesse moyenne calculée d'après la longueur du segment de nerf parcouru par le potentiel d'action (ici 13 mm.) est passée à la suite de la section de 16.7 m/s à 19.4 m/s soit un accroissement de 14%.

2° 11 décembre (a). Tableau II et fig. 3.

TABLEAU II. — Expérience du 11 décembre (a)

Temps de conduction <i>avant</i> section des nerfs lombaires, en σ	Temps de conduction <i>après</i> section des nerfs lombaires, en σ	Temps de conduction <i>après</i> section des nerfs lombaires, en σ
0.60	0.42	
0.53	0.46	
0.66	0.48	
0.60	0.39	
0.72	0.39	0.46
0.60	0.46	0.46
0.53	0.46	0.42
0.64	0.52	0.46
0.45	0.46	0.48
0.41	0.46	0.46
0.57	0.46	0.46
0.53	0.46	0.42
Moyenne 0.57		Moyenne 0.45

Avant section } Chronaxie 0.21 σ
 } Temps de conduction moyen 0.57 σ

Après section } Chronaxie 0.34 σ
 } Temps de conduction moyen 0.45 σ

Dans cette expérience la suppression de l'action des centres a encore accru la chronaxie et diminué le temps de conduction. La fluctuation de ce dernier, quoique moins importante initialement que dans l'expérience précédente, a été réduite considérablement par la section du nerf. D'après le segment de nerf parcouru (13 mm.) la vitesse s'est élevée de 22.8 m/s à 28.9 m/s, soit une augmentation de 21%.

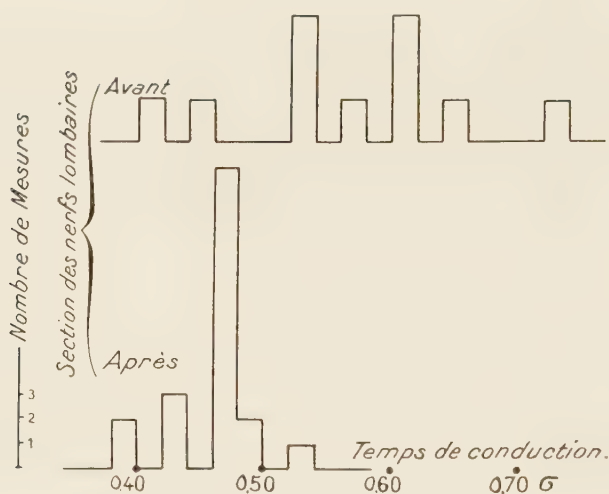


FIG. 3. — 11 décembre (a) : Même expérience. A la suite de la section des nerfs lombaires, la chronaxie du nerf du gastro-cnémien est passée de 0.21σ à 0.34σ , le temps de conduction est devenu moins fluctuant et sa valeur moyenne s'est trouvée réduite. Comme les mesures du temps de conduction, prises avant et après section des nerfs lombaires, ne sont pas en nombre égal, les ordonnées des graphiques respectifs ont été ajustées de façon à ce que ces derniers présentent la même surface, ce qui en permet la comparaison.

L'ensemble de nos expériences est résumé dans le tableau III. Nous y voyons que dans 11 expériences en isolant le nerf des centres, la chronaxie a été accrue en moyenne de 33% et la vitesse augmentée en moyenne de 22% .

d) Expériences de contrôle

Nous avons dit n'avoir observé une chronaxie modifiée à la suite de la section du nerf que dans les deux tiers environ des expériences. Comment interpréter ce dernier tiers d'expériences négatives ? Nous allons voir que celles-ci servent de contrôle.

En effet, dans 5 sur 6 de ces expériences (tableau IV) où la section du nerf n'a été suivie d'aucune modification de chronaxie, le temps de conduction moyen est resté sensiblement le même avant et après section. En outre, dans ces expériences la chronaxie et la rhéobase ne présentaient point, avant section, l'allure largement fluctuante que nous avons signalée dans celles où, à la suite de la section du nerf, la chronaxie a été accrue et la vitesse accélérée. La section du

TABLEAU III

Date	Temp.	Chronaxie en σ			Vitesse en m./s.		
		avant section des N. lombaires	après	% d'aug- menta- tion consécu- tive à la section	avant section des N. lombaires	après	% d'aug- menta- tion consécu- tive à la section
12 Nov.	19.3	0.10	0.26	61	11.8	18.2	35
16 »	19.0	0.16	0.21	24	12.1	13.6	11
20 » (a)	17.0	0.22	0.42	48	16.7	19.4	14
8 Déc.	18.0	0.38	0.48	21	17.1	17.6	03
9 »	15.0	0.38	0.45	16	16.1	21.7	26
11 » (a)	18.0	0.21	0.34	38	22.8	28.9	21
11 » (b)	18.0	0.21	0.33	36	21.0	25.0	16
15 »	20	0.15	0.23	35	14.2	20.3	30
16 »	16	0.19	0.27	30	24.4	29.0	16
17 » (b)	14	0.39	0.54	28	18.4	28.6	35
22 »	14	0.27	0.37	28	21.2	30.3	30
Moyennes		0.24	0.355	33	17.8	22.9	22

TABLEAU IV

Date	Temp.	Chronaxie en σ			Vitesse en m./s.		
		avant section des N. lombaires	après	% d'aug- menta- tion consécu- tive à la section	avant section des N. lombaires	après	% d'aug- menta- tion consécu- tive à la section
14 Nov.	18	0.27	0.28	04	14.7	14.1	—04
20 » (b)	18	0.21	0.21	00	14.7	16.9	13
4 Déc. (a)	19.5	0.39	0.39	00	24.2	23.8	—02
4 » (b)	20	0.39	0.38	—03	18.8	19.0	01
10 » (a)	21	0.33	0.36	08	16.9	16.1	—05
10 » (b)	20	0.24	0.27	11	33.0	31.0	—06
Moyennes		0.305	0.315	04	20.4	20.2	01

nerf ne modifie pratiquement pas le degré de fluctuation du temps de conduction, comme le montre, par exemple, l'expérience du 4 décembre (b) (tableau V et fig. 4).

TABLEAU V

Expérience du 4 Déc. (b)

Temps de conduction <i>avant</i> section des nerfs lombaires	Temps de conduction <i>après</i> section des nerfs lombaires
0.70	0.81
0.81	0.78
0.70	0.81
0.78	0.78
0.74	0.78
0.70	0.74
0.86	0.81
0.81	0.76
0.78	0.74
0.78	0.74
0.80	0.74
0.81	0.76
	0.71
	0.74
	0.74
Moy. : 0.773	0.764

Indiquons dès maintenant l'interprétation de ces expériences négatives que l'ensemble de nos recherches nous permet de formuler : dans ces expériences l'action des centres sur les caractéristiques du nerf a été négligeable.

e) Discussion

Ainsi dans tous les cas où la chronaxie du nerf a été accrue à la suite de la section lombaire, la vitesse de propagation du potentiel d'action a été augmentée. Les expériences négatives ci-dessus montrent que les variations de vitesse observées concurremment aux varia-

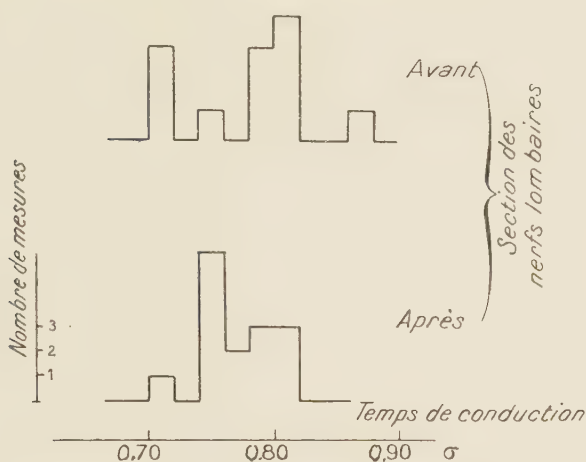


FIG. 4. — 4 décembre (b) : Même expérience. Toutefois la section des nerfs lombaires n'a pas modifié la chronaxie (absence du phénomène de subordination). Les mesures du temps de conduction, en nombre inégal, exécutées avant et après section des nerfs lombaires et représentées sur le graphique, après ajustage des ordonnées, de façon à permettre la comparaison, montrent que la fluctuation (assez faible d'ailleurs) et la valeur moyenne du temps de conduction n'ont pas été affectées par la dite section.

tions de chronaxies remarquées à la suite de l'isolement du nerf sont bien réelles et ne résultent pas d'erreurs de mesure. En effet, les valeurs *absolues* des vitesses que nous avons calculées sont entachées d'une forte erreur, car la longueur du segment de nerf, parcouru par le potentiel d'action, ne peut être déterminée avec précision, en raison de sa faible valeur (13 à 20 mm.). De plus, nous ne pouvions mesurer ni la rétraction que subit le nerf séparé des tissus ni la flèche qu'il fait entre les électrodes qui le soutiennent. Ainsi, les valeurs absolues des vitesses que nous donnons sont certainement trop petites, car elles sont presque toujours inférieures au chiffre classique indiqué par HELMHOLTZ et confirmé par ERLANGER et GASSER (41) (30 m/s.).

Mais les valeurs *relatives* des vitesses observées au cours d'une expérience sont déterminées avec une précision satisfaisante car nous nous attachions à ne point modifier la position du nerf sur les électrodes. En outre, l'accroissement de la vitesse que nous avons constaté consécutivement à l'isolement du nerf ne peut être attribué à une erreur d'appréciation du temps de conduction sur les oscillogrammes. En effet, la phase ascendante du potentiel d'action commence par une courbe à concavité supérieure qui s'écarte assez lente-

ment de l'horizontale, ce qui est de nature à donner une certaine incertitude sur l'instant où débute le potentiel d'action. Mais, chaque fois que nous avons observé une chronaxie accrue par suite de la section du nerf, la diminution du temps de conduction, qui accompagnait ce phénomène, nous était indiquée par le fait que non seulement le début, mais aussi la crête du potentiel d'action, étaient enregistrés plus tôt, après l'instant du stimulus. De plus, dans les expériences où, consécutivement à la section, la chronaxie et la vitesse étaient augmentées, il est possible de voir que la première phase du potentiel d'action, si la diphasicité de ce dernier est suffisamment nette, est plus *brève* après la section ; ce qui est l'indication d'une vitesse alors accrue.

On pourrait, bien entendu, objecter que les variations de la chronaxie et de la vitesse observées à la suite de la section du nerf seraient dues à cette section même et non pas à la suppression de l'activité des centres. On sait en effet, qu'au voisinage d'une lésion, les paramètres de l'excitabilité sont altérés. Nous discuterons en détail ce point à la fin de ce travail. Mais indiquons dès maintenant les premiers arguments qui nous font croire à une action réelle des centres sur les caractéristiques des fibres motrices, laquelle action est évidemment supprimée par la section.

1° Les expériences qui se sont naturellement présentées comme « contrôle » ; c'est-à-dire celles où, après section, ni la chronaxie, ni la vitesse n'ont été altérées. En effet, si la section elle-même, et non pas la suppression d'une action centrale était la cause des modifications de ces caractéristiques nerveuses que nous avons observées, ces modifications aurait dû être présentes dans toutes nos expériences et on s'expliquerait difficilement leur absence dans une partie de celles-ci.

2° L'allure largement fluctuante de la chronaxie et de la vitesse, préalablement à la section du nerf, dans la plupart des cas où ces caractéristiques sont susceptibles d'être modifiées et amenées à un niveau constant par suite de cette section. Les fluctuations observées, avant et après section, quand cette opération n'altère pas les caractéristiques ci-dessus sont toujours beaucoup moindres.

Ceci nous porte à admettre que les modifications observées à la suite de la section sont réellement dues à la suppression de l'activité des centres. Cette activité n'est pas toujours décelable chez la Gre-

nouille, mais, quand elle se manifeste, elle est, le plus souvent, variable d'un instant à l'autre.

En résumé, nos expériences montrent que, lorsque l'action des centres réduit la chronaxie, la vitesse est ralentie. Ce résultat s'accorde avec le fait récemment mis en lumière par ROSENBERG et SAGER (114), à savoir que le potentiel d'action se propage un peu plus vite (10%) dans un nerf isolé que dans le même nerf en liaison avec les centres.

En outre, dans une série de travaux sur le temps de latence du réflexe patellaire, TRAVIS et DORSEY (34-124) ont trouvé que l'alcool administré à l'Homme ou au Chien diminue ce temps de latence, ce qui tendrait à indiquer une augmentation de vitesse de conduction le long du trajet du réflexe, quand l'activité des centres supérieurs est déprimée.

De plus DORSEY et TRAVIS (35) ont observé que sur les malades psychopathiques présentant la phase d'agitation du groupe cyclothymique, ce temps de latence est augmenté, tandis que sur les malades présentant la stupeur catatonique, c'est-à-dire ayant des centres supérieurs d'activité réduite, il y a alors une diminution du temps de latence du réflexe. Autrement dit, dans l'hyperactivité des centres supérieurs, la vitesse de conduction moyenne sur le trajet du réflexe patellaire paraît diminuée et dans l'hypoactivité cette vitesse semble augmentée. Ces observations qui, par elles-mêmes, seraient paradoxales, s'accordent au contraire très bien avec nos résultats, pour autant que l'on puisse attribuer entièrement les variations de temps de latence à des variations de la vitesse de propagation dans les nerfs moteurs.

Enfin, nos résultats permettent peut-être de rendre compte du fait observé sur l'Homme par H. H. JASPER (75). Les sujets droitiers, par exemple, ont les biceps du côté droit de chronaxie inférieure à celle des biceps du côté gauche, mais le temps de réaction des dits muscles est plus grand du côté droit que du côté gauche. Ceci indiquerait que, plus la chronaxie des biceps est réduite par la subordination, plus est faible la vitesse des influx nerveux qui commandent ces muscles, ce qui serait conforme à nos expériences.

Essai d'interprétation

Ainsi quand la chronaxie est réduite du fait de la subordination, la vitesse est ralentie. Ce résultat nous a paru d'abord étonnant, car

la chronaxie est, de façon très générale, inversement proportionnelle à la rapidité fonctionnelle [LAPICQUE (84)] ; donc à une chronaxie diminuée devrait correspondre une vitesse accrue. Or, nous avons observé juste le contraire. Mais il existe un phénomène qui se traduit sur le nerf par une augmentation de la rhéobase, une diminution de la chronaxie [CARDOT et LAUGIER (24)] et un ralentissement de la vitesse, c'est l'anélectrotonus. Nous nous sommes donc demandé si, lorsque le nerf est soumis à la subordination, ses diverses caractéristiques ne seraient pas modifiées de la même manière que par l'anélectrotonus. Or on sait que l'anélectrotonus a pour effet d'accroître la durée et l'amplitude du potentiel d'action [BISHOP et ERLANGER (13)]. Nous nous sommes donc proposé de rechercher si, lorsque la chronaxie est réduite par l'action des centres, le potentiel d'action n'est pas accru en durée et en amplitude.

CHAPITRE III

Relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination

Il est évident que pour apprécier les variations possibles d'amplitude et de durée du potentiel d'action sous l'effet de la subordination, il faut étudier le potentiel d'action d'une seule fibre nerveuse motrice et non pas celui du nerf tout entier. En effet, du potentiel d'action de l'ensemble du nerf, on ne peut rien déduire sur l'amplitude du potentiel d'action élémentaire de chaque fibre motrice. Le tracé est plus ou moins déformé par le stimulus et il est constitué non seulement par les potentiels d'action des fibres motrices mais aussi par ceux des fibres sensibles et quelque fois par ceux des collatérales.

Pour déterminer le potentiel d'action élémentaire d'une seule fibre motrice nous avons dû utiliser un procédé indirect.

a) Méthode

Nous avons songé à tirer parti du fait nouveau que nous avons décrit au chapitre précédent, à savoir qu'un même stimulus, juste liminaire, appliqué sur un nerf, par exemple, de deux secondes en deux secondes, tantôt produit une réponse électrique, tantôt n'en produit pas. Cette réponse quand elle se manifeste, n'est pas toujours de même amplitude



FIG. 5. — Oscillogrammes cathodiques du potentiel d'action du nerf du gastrocnémien de la Grenouille, présentés de 2 secondes en 2 secondes — stimulus constant — l'amplitude du potentiel d'action ainsi que le temps de conduction (mesuré d'après la distance entre la déflexion due au stimulus et le début ou la crête du potentiel d'action) varient d'un oscillogramme à l'autre.

(fig. 5). Nous nous sommes demandé si ces variations d'amplitude ne correspondaient pas à la mise en jeu d'un nombre variable de fibres. En ce cas, nous devrions nous attendre à voir l'amplitude varier par « quanta », si, comme il semble résulter de l'ensemble des travaux de KEITH LUCAS (103), ADRIAN (2), DAVIS FORBES, BRUNSWICK et HOPKINS (33) pour ne citer que les plus récents, la loi du « tout ou rien » s'applique à la fibre nerveuse. *A priori* ces quanta, s'ils sont décelables, doivent être égaux, les fibres excitées dans ces conditions étant de caractéristiques très voisines, tout au moins selon une grande probabilité. Nous avons donc étudié les clichés recueillis au cours de la recherche précédente, au moyen d'un agrandisseur optique d'un grossissement égal à 5. Nous avons mesuré ainsi les amplitudes relatives des potentiels d'action enregistrés dans les mêmes conditions au cours d'une expérience. Nos clichés nous permettaient des mesures assez précises, étant donné l'aspect très ponctuel du spot donné par le tube cathodique utilisé. La largeur du trait, imprimé par ce spot sur les clichés, était toujours inférieure à 1 mm. et à bords suffisamment nets.

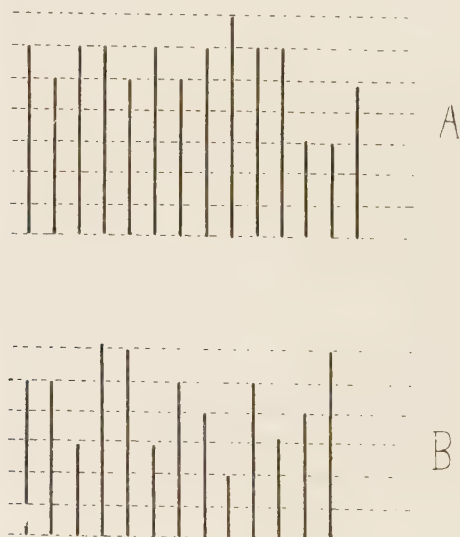


FIG. 6. — Amplitudes relatives des potentiels d'action liminaires (stimulus constant) successivement observés sur le rameau innervant le gastro-cnémien de la Grenouille : A, avant ; B, après section des nerfs lombaires. A la suite de cette opération la chronaxie est passée de $0,38\sigma$ à $0,48\sigma$. Dans les deux cas les amplitudes se distribuent selon des degrés équidistants lesquels paraissent chacun correspondre au potentiel d'action d'une seule fibre. On peut conclure que la subordination n'altère pas l'amplitude des potentiels d'action élémentaires.

Portons sur un graphique (fig. 6) les amplitudes relatives des potentiels d'action enregistrés au cours d'une expérience. Aux erreurs de mesures près (5 à 8% environ), ces amplitudes se répartissent suivant des degrés équidistants et cela, en général, selon les lois du hasard, les plus grandes et

les plus petites étant les plus rares. A l'approximation indiquée, ce résultat confirme la loi du « tout ou rien » sur la fibre nerveuse. En effet, on peut admettre que la hauteur de ces degrés nous donne une mesure de l'amplitude du potentiel d'action élémentaire. Ceci est d'autant plus légitime que sur l'écran du tube cathodique, les potentiels d'action liminaires successifs varient par quanta de l'ordre du millimètre, tandis que l'amplitude totale du potentiel d'action du nerf du gastro-cnémien est selon les expériences, de 50 à 70 mm. Or ce nerf contient environ 40 à 60 fibres. Le quotient de l'amplitude du potentiel d'action total par le nombre de fibres est donc de l'ordre de grandeur d'un quantum. Donc, si au cours d'une expérience, l'amplification et la disposition des électrodes sont maintenues invariables, nous pouvons chercher si ces degrés, qui correspondent aux potentiels d'action élémentaires, changent de hauteur en même temps que varie la chronaxie sous l'action des centres.

b) Résultats

Dans chacun des cas où la chronaxie de subordination était nettement accusée, nous n'avons pas observé de différence dans la hauteur de ces degrés, que le nerf soit en liaison avec les centres ou séparé de ceux-ci (voir fig. 6). Donc, lorsque la chronaxie est modifiée par l'action des centres, l'amplitude du potentiel d'action de la fibre nerveuse ne semble pas altérée de façon mesurable.

En outre, si nous comparons deux oscillogrammes de même amplitude, pris respectivement avant et après section des nerfs lombaires, ces deux tracés sont superposables. Ainsi, en résumé, lorsque se manifeste la chronaxie de subordination, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence un changement dans la hauteur, la durée et la forme du potentiel d'action élémentaire. Ce résultat négatif nous a semblé tout d'abord contredire l'hypothèse que nous avons formulée, à savoir que l'action des centres se traduirait sur le nerf par des manifestations analogues à celles produites par les phénomènes d'électrotonus. En effet, l'électrotonus modifie le potentiel d'action. Mais ce désaccord entre nos résultats et notre hypothèse n'est qu'apparent et d'ordre quantitatif ainsi que l'indiquent les données récentes [BISHOP et ERLANGER (13)] sur les modifications subies par les caractéristiques du nerf soumis à l'électrotonus. Ces auteurs ont confirmé les résultats de tous ceux qui ont étudié ce problème, mais grâce à leur technique oscillographique, ils ont pu fournir des résultats numériques précis. Nous ne considérerons parmi ces derniers que ceux qui se rapportent à des courants électrotoniques faibles, les courants forts produisant des effets qui ne sont pas en général réversibles.

Ainsi lorsque le potentiel d'action se dirige vers une zone du nerf polarisée positivement (anélectrotonus) son amplitude est accrue, sa vitesse est considérablement diminuée. Quand ce potentiel d'action sort de cette zone pour pénétrer dans la région négativement polarisée (cathélectrotonus) l'amplitude est réduite, mais la vitesse légèrement augmentée. Considérons le cas symétrique de celui-ci, c'est-à-dire, supposons que le potentiel d'action se dirigeant vers un segment polarisé, atteigne d'abord la cathode et ensuite l'anode. Comme précédemment, l'amplitude est accrue au voisinage de l'anode et réduite vers la cathode, la vitesse est diminuée sous l'anode. Au contraire, la vitesse n'est pas accélérée au voisinage de la cathode mais plutôt un peu ralentie. BISHOP et ERLANGER (13) proposent diverses explications de cette anomalie. Retenons seulement que la vitesse est davantage modifiée par l'anélectrotonus que par le cathélectrotonus et qu'elle est *toujours* ralentie sous l'anode d'un

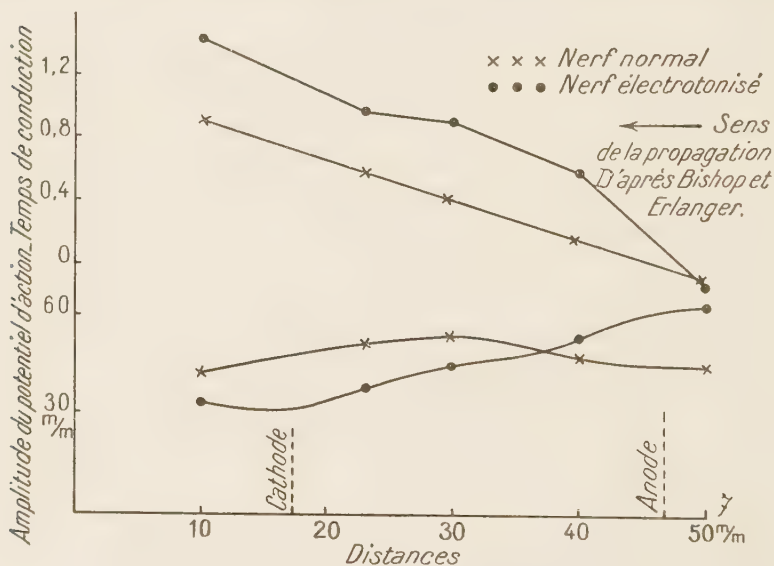


FIG. 7. — Temps de conduction et amplitude du potentiel d'action en différents points d'un segment de nerf soumis à l'électrotonus. D'après BISHOP et ERLANGER.

courant électrotonisant et parfois augmentée sous la cathode. Sur la figure 7 est reproduite une expérience de BISHOP et ERLANGER (13, p. 640). La partie supérieure de celle-ci indique l'instant où apparaît le potentiel d'action en différents points du nerf (temps de con-

duction). La vitesse *moyenne* dans un petit segment de nerf est le quotient de la longueur de ce segment par le temps de conduction correspondant. D'où la vitesse moyenne est inversement proportionnelle à la pente de la courbe des temps de conduction tracée dans le haut de la figure 7.

Nous remarquons d'abord que, sur le nerf normal :

1° La vitesse est sensiblement constante en tous ses points car la courbe des temps de conduction est une droite.

2° L'amplitude n'est pas partout absolument uniforme, ce qui est dû soit à des différences d'épaisseur de la gaine du nerf, soit à des inégalités de contact de l'électrode réceptrice.

Considérons maintenant la zone du nerf située entre les points d'abscisses 40 et 50 mm. dans laquelle est placée l'anode du courant électrotonisant. La vitesse moyenne entre ces points est :

$$\frac{50\text{mm} - 40\text{ mm}}{0^{\circ}.74} = 13.5 \text{ m/s}$$

elle est donc considérablement ralentie par rapport à la vitesse normale égale à :

$$\frac{50\text{mm} - 40\text{mm}}{0^{\circ}.245} = 40.9 \text{ m/s.}$$

Entre ces deux points l'amplitude moyenne du potentiel d'action du nerf normal est égale à :

$$\frac{47 + 44}{2} = 45.5 \text{ mm.,}$$

celle du nerf polarisé est :

$$\frac{62 + 52}{2} = 57 \text{ mm.}$$

soit une variation d'amplitude moyenne inférieure à celle subie par la vitesse.

Ainsi, dans cette expérience de BISHOP et ERLANGER, la vitesse moyenne du potentiel d'action dans un segment anélectrotonisé a été ralentie, par rapport à la vitesse normale, de 66% tandis que l'amplitude moyenne n'a été accrue que de 20%. Or, nos propres expériences nous ont montré que l'action des centres provoque un ralentissement de la vitesse de l'ordre de 20%. Si nous admettons qu'il

existe alors la même proportionnalité entre la variation d'amplitude et la variation de vitesse que dans l'expérience de BISHOP et ERLANGER ci-dessus, nous pouvons calculer que l'augmentation d'amplitude sous l'effet des centres serait d'environ 6%. Or, nous avons vu que la mesure du potentiel d'action élémentaire par notre procédé indirect n'est exacte qu'à 5 à 8% près. Donc, il est probable que l'action des centres accroît l'amplitude du potentiel d'action mais d'une manière trop petite pour être déterminée avec précision. De plus, d'après les résultats de BISHOP et ERLANGER, l'anélectrotonus prolonge la durée du potentiel d'action et le cathélectrotonus la diminue. Mais nous pouvons calculer qu'ici encore, un anélectrotonus susceptible de ralentir de 20% la vitesse, n'accroîtrait la durée du potentiel d'action que d'une manière négligeable. En conséquence, l'action des centres ne doit pas modifier la durée du potentiel d'action de façon perceptible. Ainsi, l'hypothèse que l'action des centres se manifesterait sur le nerf de façon analogue à l'électrotonus n'est pas contredite par le phénomène que nous discutons, car une intensité d'anélectrotonus suffisante pour altérer la chronaxie et la vitesse au même degré que sous l'effet des centres, ne modifie pas sensiblement l'amplitude et la durée du potentiel d'action.

L'anélectrotonus s'exerce dans le même sens que la polarisation naturelle du nerf, ce dernier ayant normalement sa surface extérieure positive. En conséquence, il tend à accroître la polarisation du nerf et cela probablement de manière notable. Or, la polarisation naturelle du nerf peut être mesurée par le potentiel de démarcation. Si notre hypothèse du parallèle entre les modifications électrotoniques du nerf et celles dues à l'action des centres est justifiée, il est possible que la réduction de la chronaxie nerveuse sous l'effet des centres s'accompagne d'un potentiel de démarcation accru. L'expérience a confirmé cette prévision.

CHAPITRE IV

Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination

a) Méthode

Les potentiels de démarcation ont été mesurés à l'aide de la méthode potentiométrique d'opposition, laquelle, bien conduite, permet de ne faire

débiter à l'organe étudié qu'un courant insignifiant pendant les réglages préliminaires à la mesure.

Le montage utilisé était identique à celui employé pour la détermination des pH par voie électrométrique, où la condition ci-dessus doit être remplie aussi exactement que possible. L'appareil de zéro était un galvanomètre de HARTMANN et BRAUN de sensibilité environ 10^{-8} .

Cette sensibilité était suffisante pour permettre d'apprécier, par interpolation entre deux déviations du galvanomètre de part et d'autre du zéro, des différences de potentiel au dixième de millivolt près, erreur inférieure à celle introduite par la variation du degré de symétrie des électrodes au cours d'une expérience.

b) *Electrodes*

1° *Choix de celles-ci.* — Il est nécessaire que les deux électrodes destinées à être placées sur le nerf soient impolarisables, mais il est indispensable qu'au point de vue électrique elles soient aussisymétriques que possible. Nous avons trouvé qu'à ce point de vue les électrodes d'argent chloruré type d'ARSONVAL LAPICQUE (84) contenues dans un tube de verre rouge, ce qui empêche la réduction du chlorure d'argent sous l'effet de la lumière, étaient préférables aux électrodes mercure-calomel d'Ostwald. Nous avons, en effet, remarqué qu'il était plus difficile de préparer deux électrodes au calomel, absolument symétriques, que d'obtenir une paire d'électrodes d'Arsonval-Lapicque jouissant de la même propriété.

On a parfois reproché aux électrodes d'argent chloruré d'être un peu moins impolarisables que celles au calomel, mais ceci est ici sans importance car on s'arrange, au moment des réglages, pour ne faire circuler qu'un courant infime dans le système électrodes-nerf et cela durant un temps aussi court que possible.

2° *Préparation.* — Les électrodes d'Arsonval-Lapicque étaient d'abord rincées à l'eau distillée, ensuite un certain nombre de fois remplies de solution physiologique puis vidées de façon à ce que toutes deux soient pleines de solution d'exactement même concentration, ceci afin d'éviter entre celles-ci les différences de potentiel (dites de « concentration »). Elles étaient terminées par des petites floches de coton destinées à établir le contact avec le nerf. Préalablement ces floches étaient imbibées de solution saline longtemps à l'avance. Enfin, les électrodes étaient chlorurées électrolytiquement de telle manière que le courant ait dans toutes les deux même intensité. Sitôt après, elles étaient mises en court-circuit plusieurs heures avant d'être utilisées.

Moyennant ces précautions, ces électrodes ne présentaient entre elles qu'une différence de potentiel inférieure au millivolt. Nous mesurons toutefois celle-ci avant et après chaque expérience afin d'en tenir compte.

c) *Organe étudié*

En général nous n'avons pu expérimenter comme précédemment sur le nerf du gastro-cnémien de la Grenouille. En effet, pour mesurer le

potentiel de démarcation, il faut placer une électrode sur une extrémité brûlée du nerf. Or, le nerf du gastro-cnémien étant fort court, la brûlure se serait étendue jusqu'au point où ce rameau se détache du sciatique, il aurait alors joué le rôle de conducteur inerte entre l'électrode et la surface du sciatique à son point d'insertion. Nous avons donc opéré en plaçant une des électrodes sur une partie du sciatique dépourvue de collatérales, l'autre, soit sur une région brûlée du nerf tibial, soit, de préférence, sur les nerfs tibial et péronier liés ensemble et brûlés au voisinage de la ligature. Nous nous attendions ainsi à observer des chronaxies de subordination moins marquées, car nous avions affaire à un ensemble de fibres nerveuses commandant normalement des groupes de muscles différents, mais nous évitions ainsi une cause d'erreur importante. Une paire d'électrodes (en fil d'argent chloruré) servait à stimuler le nerf en vue de la mesure de la chronaxie. Celle-ci était déterminée par l'intermédiaire du potentiel d'action observé à l'oscillographe cathodique. Pour recueillir le potentiel d'action nous ne pouvions nous servir, en général, des deux électrodes servant à la détermination du potentiel de démarcation étant donnée leur haute résistance. En effet, si, en particulier, l'électrode réceptrice reliée à la terre a une résistance élevée, la compensation de la dérivation parasite due au stimulus, au moyen du pont de Wheatstone précédemment décrit, est difficile [BISHOP, ERLANGER et GASSER (14)] et le tracé du potentiel d'action est déformé. Pour enregistrer ce dernier, nous avons donc, le plus souvent, placé sur le nerf une électrode supplémentaire en fil d'argent chloruré reliée au sol. L'autre électrode en liaison avec la première grille de l'amplificateur était ordinairement l'électrode d'Arsonval-Lapicque située sur la partie brûlée du nerf.

Comme dans nos précédentes expériences, la Grenouille était anesthésiée au chloroforme avant dissection. Ensuite, la chronaxie et le potentiel de démarcation étaient mesurés autant que possible au même instant. Enfin, le nerf était isolé des centres par section des nerfs lombaires et les mêmes mesures étaient répétées.

d) Résultats

Chaque fois que le phénomène de subordination était présent, le potentiel de démarcation s'est montré accru. En effet, lorsque, après la section, la chronaxie s'est élevée, le potentiel a été réduit.

Sur 9 expériences (tableau VI), après section, la chronaxie a augmenté de 24% tandis que le potentiel de démarcation a diminué de 29% (1).

(1) Seules les valeurs relatives des potentiels de démarcation sont intéressantes. En effet dans certaines des expériences ci-dessus les valeurs absolues de ces potentiels sont un peu faibles, sans doute en raison de shunts entre la partie mortifiée et la zone intacte du nerf (couche plus ou moins épaisse de Ringer conducteur).

TABLEAU VI

Date	Temp.	Avant section des nerfs lombaires		Après section des nerfs lombaires		% variation consé- cutive à la section	
		Chronaxie en σ	Potentiel de démar- cation en mV	Chrona- xie en σ	Potentiel de démar- cation en mV	Chrona- xie	Potentiel de démar- cation
24 Janv.	15	0.42 à 0.29	8.5	0.42	5.7	31	—33
25 »	18	0.20	12 à 22	0.26	12.5	23	—43
2 Fév.	15	0.41	9.0	0.52	8.0	21	—11
4 »	21	0.17	15.5 à 23.5	0.21	12.5	19	—47
5 » (a)	17	0.19	26 à 29	0.29	17.0	34	—41
5 » (b)	19	0.31 à 0.27	11.4 à 15.9	0.31	13.4	13	—16
15 » (a)	11	0.38 à 0.34	22.8 à 28.9	0.46	22.6	26	—22
15 » (b)	13	0.30	27.7	0.36	24.2	17	—13
18 » (d)	17	0.48 à 0.27	9.0 à 13.3	0.38	8.7	29	—35
				Moyennes		24	—29

Ici encore ces variations inverses et simultanées de chronaxie et de potentiel de démarcation ne sont pas dues à une altération du nerf par la section mais bien à la suppression de l'activité des centres. En effet, comme dans notre étude de la relation entre la chronaxie de subordination et la vitesse de propagation, nous avons observé des cas où, à la suite de la section, la chronaxie n'était pas modifiée. Dans 13 de ces dernières expériences (au nombre de 14), tableau VII, nous n'avons observé après section qu'une variation insignifiante de potentiel de démarcation. En moyenne, après section, chronaxie accrue de 0.2%, potentiel diminué de 1%. Enfin, ce qui exclut l'hypothèse que le phénomène observé serait dû à la section elle-même, c'est que, sur le nerf en liaison avec les centres, nous avons remarqué, parallèlement à la fluctuation de la chronaxie que nous avons précédemment signalée, une fluctuation très nette du potentiel de démarcation. Quand la chronaxie diminue le potentiel augmente et vice-versa. Ce phénomène absent sur le nerf isolé des centres est particulièrement accusé dans trois de nos expériences. Afin de le rendre encore plus démonstratif, nous avons cherché à produire

TABLEAU VII

Date	Temp.	Avant section des nerfs lombaires		Après section des nerfs lombaires		% variation consé- cutive à la section	
		Chronaxie en σ	Potentiel de démar- cation en mV	Chrona- xie en σ	Potentiel de démar- cation en mV	Chrona- xie	Potentiel de démar- cation
20 Janv.	21	0.23	15.5	0.23	16.0	00	03
21 »	20	0.23	24.0	0.23	25.0	00	04
1 Fév.	17	0.31	10.0	0.29	9.5	—06	—05
13 » (a)	13	0.42	16.0	0.42	16.0	00	00
13 » (b)	14	0.31	30.5	0.31	29.0	00	—05
15 » (a)	14	0.38	18.5	0.40	17.7	05	—04
15 » (b)	14	0.34	18.1	0.34	17.3	00	—04
15 » (c)	14	0.38	18.4	0.38	19.0	00	03
16 » (a)	15	0.27	13.7	0.29	14.7	07	07
16 » (b)	18	0.38	14.8	0.38	14.5	00	—02
16 » (c)	17	0.46	13.5	0.44	13.2	—04	—03
17 »	14	0.34	24.9	0.33	26.4	—03	06
18 » (b)	17	0.42 à 0.36	7 à 10.8	0.38	8.2	05	—24
18 » (c)	18	0.27	9.5	0.27	10.1	00	06
				Moyennes		002	—01

artificiellement ces fluctuations en agissant sur les centres d'un animal. Pour cela nous avons injecté sous la peau de la Grenouille une légère dose de caféine (0.6 cm³ de solution physiologique contenant 1% de caféine). M. LAPICQUE et WAHL (97) ont montré qu'à de telles doses la caféine accroît la subordination, c'est-à-dire diminue temporairement la chronaxie des fibres motrices. Or, nous avons observé parallèlement à la variation de la chronaxie une variation inverse du potentiel de démarcation et cela de façon *réversible*. En effet, à la suite des injections de caféine, le potentiel est accru, la chronaxie diminuée, la rhéobase augmentée et cela transitoirement. Voici une expérience caractéristique (tableau VIII) illustrée de façon frappante par la figure 8.

Les différentes variables y sont représentées selon leurs valeurs relatives : l'unité de chronaxie est le chiffre le plus élevé atteint par celle-ci, les unités de potentiel et de rhéobase sont les valeurs que

TABLEAU VIII

Heure	Rhéobase unités arbitraires	Chronaxie σ	Potentiel de démarcation millivolts
17 h. 40	injection de 0.6 cm ³ de solution de caféine		
17 h. 42	—	—	12
17 h. 44	100	0.33	—
17 h. 45	—	—	15
17 h. 46	100	0.33	—
17 h. 48	—	—	14.7
17 h. 49	Injection de 0.3 cm ³ de solution de caféine		
17 h. 50	—	—	15
17 h. 52	—	—	16.2
17 h. 54	134	0.29	—
17 h. 55	—	—	16.4
17 h. 60	—	—	13
18 h. 04	93	0.33	—
18 h. 05	—	—	12.5
18 h. 07	88	0.37	—
18 h. 08	—	—	11.8
18 h. 09	Injection de 0.8 cm ³ de solution de caféine		
18 h. 12	—	—	13.3
18 h. 13	—	—	14.0
18 h. 15	—	—	15
18 h. 17	—	—	15.5
18 h. 20	130	0.26	—

ces deux dernières variables avaient quand la chronaxie était maxima. Nous remarquons que les injections successives de caféine font varier ces différentes variables dans le sens prévu. Les variations concomitantes de la chronaxie et du potentiel de démarcation sont dues à une modification de l'activité des centres par l'action de la caféine et non pas à une altération du nerf par cette substance. En effet, d'une part la dose de caféine diluée dans le corps de l'animal est trop faible pour agir sur le nerf et d'autre part ce dernier y échappe entièrement car il est complètement soustrait au contact des tissus. De plus, l'irrigation de la région du nerf étudié est supprimée du fait de la ligature haute de l'artère iliaque. Cette dernière expérience lève une objection que l'on pourrait faire à nos conclusions : à savoir que la baisse du potentiel de démarcation observée à la suite de la

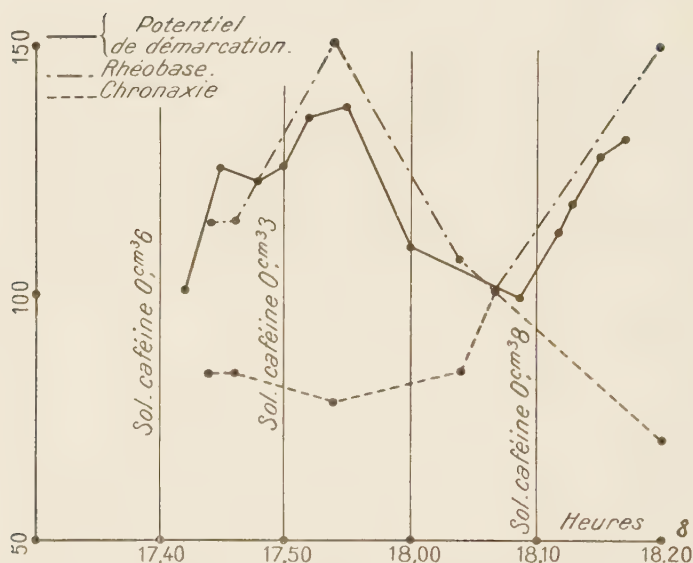


FIG. 8. — Action d'injections successives de caféine sur le potentiel de démarcation, la rhéobase et la chronaxie. Ordonnées, valeurs relatives de ces variables ; abscisses, temps.

section des nerfs lombaires, pourrait n'être qu'apparente et due au retour de la polarisation normale dans la région brûlée en contact avec une des électrodes. En effet, la polarisation abolie par la brûlure, tend à se rétablir. Mais ce phénomène, s'il s'est produit dans nos expériences, n'est que surajouté car nous avons pu provoquer le phénomène inverse, c'est-à-dire l'augmentation du potentiel de démarcation et la baisse de chronaxie, en agissant sur les centres par l'intermédiaire de la caféine.

En résumé, il nous faut insister sur le fait que le potentiel de démarcation est en général instable sur le nerf relié aux centres. Il subit souvent, d'un instant à l'autre, des variations de sens inverse de celles de la chronaxie. En conséquence il semble susceptible de donner une mesure *continue* de l'intensité de l'action des centres sur les caractéristiques du nerf, tandis que la chronaxie, par les tâtonnements qu'elle exige n'en peut donner qu'une mesure *discontinue*. Pour cela il suffit, avant d'effectuer le réglage du potentiomètre, d'ajuster le shunt du galvanomètre pour que le mouvement de l'équipage soit apériodique (résistance critique). Les oscillations du spot galvanométrique sur l'échelle, de part et d'autre de la position correspondant

à l'équilibre, traduisent alors de véritables variations du potentiel de démarcation. Ce procédé permet d'apprécier à tout instant les fluctuations de l'activité des centres. Par exemple, on n'observe pas d'oscillations du galvanomètre lorsque l'animal est anesthésié.

e) Discussion

Ces derniers résultats permettent de préciser ce que nous avons été amené à considérer comme une activité des centres, c'est-à-dire le fait que ceux-ci sont capables de modifier les chronaxies motrices périphériques. Or, les centres en activité réduisent d'ordinaire celles-ci, tout en accroissant le potentiel de démarcation. Il semble donc que cette activité particulière des centres est différente de l'activité fonctionnelle que manifestent toutes les parties du système nerveux quand elles sont traversées par des influx. En effet, cette activité fonctionnelle se traduit par une *diminution* transitoire du potentiel de démarcation (variation négative de DU BOIS REYMOND).

Ainsi le fait qu'un nerf en liaison avec les centres peut avoir une chronaxie plus petite que lorsqu'il est séparé de ceux-ci, ne doit pas être attribué à un train continu d'influx nés dans les centres et descendant le long du nerf. Ce train d'influx, s'il était présent, abaisserait le potentiel de démarcation. Son absence paraît non douteuse car on n'observe pas, dans les conditions ci-dessus, une diminution du potentiel de démarcation mais bien un *accroissement* de ce dernier.

Ainsi l'activité spéciale des centres qui a pour effet de modifier la chronaxie des nerfs moteurs paraît essentiellement se traduire, sur ces derniers, par des variations inverses de leur polarisation. Ce sont probablement ces variations de la polarisation des nerfs, commandées par les centres, qui constituent le processus fondamental de la subordination. Nous verrons que de nombreux résultats expérimentaux supportent cette hypothèse. A l'appui de celle-ci citons, dès maintenant, les résultats de MEYERS (105).

Cet auteur a observé qu'après une lésion unilatérale du cervelet pratiquée chez le Chat et provoquant des troubles de comportement caractéristiques du côté lésé, la surface du sciatique correspondant à ce côté est à un potentiel moindre que celle du sciatique situé du côté sain. Autrement dit, la lésion du cervelet a réduit la polarisation du nerf homolatéral. En outre, fait remarquable, l'anesthésie porte les surfaces de ces deux nerfs au même potentiel, c'est-à-dire égalise leur polarisation. Or, RUDEANU (116), en pratiquant des lésions céré-

belleuses semblables, a remarqué que les chronaxies motrices du côté lésé étaient toujours supérieures à celles du côté sain. En outre, l'anesthésie égalise ces chronaxies. Ces résultats, rapprochés de ceux de MEYERS (105) montrent que, lorsque les centres modifient la chronaxie, le potentiel de démarcation subit des variations inverses.

Enfin, des recherches récentes de JASPER, non encore publiées, paraissent autoriser des conclusions analogues. Cet auteur a montré que la chronaxie de subordination ne se manifeste pas au même degré sur les membres droits et gauches d'un même animal. Cette asymétrie des chronaxies de subordination, qui est supprimée par l'anesthésie, paraît d'ailleurs être un facteur déterminant du caractère droitier ou gaucher du sujet (75-76-77). On pouvait donc prévoir que sur un animal présentant par exemple des chronaxies plus petites du côté gauche, les surfaces des nerfs seraient à un potentiel plus élevé du côté gauche que du côté droit. C'est ce que les premières expériences de JASPER semblent indiquer. L'ensemble des expériences de MEYERS (105), RUDEANU (116) et JASPER confirment donc nos propres résultats, à savoir que lorsque les centres diminuent la chronaxie des nerfs, la polarisation de ceux-ci est accrue. On ne peut objecter que les variations de potentiel observées sont dues au rétablissement de la polarisation dans la région brûlée située au contact de l'électrode exploratrice, car, dans les expériences de ces auteurs, les variations de potentiel sont déduites de la mesure de la différence de potentiel entre les surfaces saines de deux nerfs symétriques, intacts sur tout leur parcours.

CHAPITRE V

Etude des variations de la rhéobase sous l'influence de la subordination

Il est apparu, dès les premières recherches [M. LAPICQUE (92, 1923)] qui ont mis en évidence la chronaxie de subordination, et depuis, dans tous les travaux subséquents, qu'à toute diminution de la chronaxie d'un nerf par l'action des centres, correspond, en général, une rhéobase accrue. Les nombreux chiffres expérimentaux que nous avons recueillis au cours des recherches que nous venons de décrire nous permettent de préciser ces variations de la rhéobase.

Mais dans nos expériences, nous n'avions pas cherché spécialement à maintenir les conditions rhéobasiques expérimentales invariables entre l'instant de nos mesures sur le nerf en liaison avec les centres et celui de nos déterminations sur le nerf sectionné.

En particulier, afin d'obtenir toujours des oscillogrammes des potentiels d'actions non déformés par la dérivation du stimulus, nous avons été amenés au cours de certaines expériences à retoucher le réglage du Pont de Wheatstone dans lequel était inclus le segment de nerf relié aux électrodes stimulantes. Or ceci modifiait la valeur absolue du courant stimulant. Donc ces expériences ne peuvent nous servir à étudier les variations de la rhéobase. Toutefois, nous pouvons considérer 40 expériences au cours desquelles les conditions physiques de la rhéobase n'ont apparemment pas changé. Nous sommes donc en droit de penser que les erreurs dues aux variations accidentelles de celles-ci peuvent se compenser vu le nombre des chiffres recueillis.

Résultats

La subordination provoque des variations sensiblement inverses de la rhéobase et de la chronaxie. Autrement dit le produit rhéobase-chronaxie est, en première approximation, indépendant de la subordination.

En effet, sur 20 expériences ayant mis en évidence une chronaxie de subordination, ce produit ne s'est accru que de 7% en moyenne à la suite de la section des nerfs lombaires, comme on peut le calculer d'après le tableau IX.

L'analogie de la subordination avec l'électrotonus se poursuit ici, ce dernier phénomène entraînant des variations sensiblement inverses de la rhéobase et de la chronaxie. CARDOT et LAUGIER (24) FABRE (43).

Il existe toutefois une manière plus suggestive de représenter ces variations. En effet, H. et E. LASSALLE (98) ont proposé de relier l'excitabilité d'un nerf à l'énergie nécessaire à la stimulation (énergie qui est constante et indépendante de la durée des stimuli, quand ceux-ci sont brefs). D'après ces auteurs, cette énergie constante est proportionnelle au produit (rhéobase)² $\times$ chronaxie. La valeur de cette expression n'est que relative, la rhéobase dépendant des conditions expérimentales. Cependant si les conditions physiques (distances des électrodes, humidité de la préparation, température,

TABLEAU IX

	Rhéobase		Chronaxie		Energie		% variation d'énergie
	avant section	après section	avant	après	avant	après	
20 Nov. (a)	0.35	0.19	0.22	0.43	27	15	—44
4 Déc. (c)	0.54	0.42	0.24	0.43	70	76	08
4 » (d)	0.55	0.40	0.26	0.52	19	83	05
8 »	0.36	0.26	0.38	0.48	49	32	—35
11 » (a)	0.29	0.21	0.21	0.34	18	15	—17
11 » (b)	0.38	0.20	0.21	0.31	30	12	—60
17 » (c)	0.24	0.17	0.39	0.48	22	14	—36
17 » (a)	0.13	0.11	0.37	0.56	63	68	07
21 »	0.45	0.42	0.40	0.54	81	95	15
22 »	0.36	0.28	0.27	0.37	35	29	—17
4 Fév.	0.58	0.56	0.17	0.21	5.7	66	14
5 »	0.39	0.26	0.19	0.34	29	23	—21
15 »	0.38	0.34	0.38	0.46	55	53	—04
18 »	1.00		0.27		270		—46
	0.62		0.38		146		
7 Déc.	0.80		0.25		16		—41
	1.11	0.50	0.20	0.38	24.6	9.5	—62
8 Déc.	0.60	0.34	0.30	0.61	10.8	7.6	—29
12 Janv.	0.32	0.21	0.40	0.64	4.1	2.8	—32
15 »	0.60	0.37	0.35	0.60	12.6	8.2	—35
12 Fév.	0.70	0.48	0.33	0.65	16.2	15.0	—07
					Moyenne.....		—22

Dans les cinq dernières expériences consignées dans ce tableau, les mesures ont été exécutées en observant la secousse minima du gastro-cnémien et dans toutes les autres en observant le potentiel d'action du nerf correspondant.

etc.) restent constantes au cours d'une intervention expérimentale, les variations de l'énergie ainsi définie auront une signification : si l'énergie augmente, on pourra dire que l'excitabilité a diminué et vice versa.

Sur le nerf du gastro-cnémien de la Grenouille présentant une chronaxie réduite par subordination, l'énergie est plus grande que sur le même nerf isolé des centres. Ainsi dans 20 expériences où la chronaxie de subordination s'est montrée, la section des nerfs lombaires a réduit l'énergie de 22%, en moyenne (tableau IX).

TABLEAU X

	Rhéobase		Chronaxie		Energie		variation d'énergie ‰
	avant section	après section	avant	après	avant	après	
9 Nov.	0.26	0.26	0.13	0.13	09	09	00
10 »	0.28	0.30	0.16	0.16	13	14	07
14 »	0.30	0.30	0.28	0.28	25	25	00
20 » (c)	0.20	0.25	0.21	0.21	08	13	38
26 »	0.54	0.54	0.26	0.26	76	76	00
2 Déc	0.30	0.30	0.43	0.43	39	39	00
4 » (a)	0.43	0.45	0.39	0.39	72	79	09
4 » (e)	1.26	1.23	0.34	0.34	540	514	—05
7 »	0.40	0.40	0.41	0.40	66	64	—03
10 » (a)	0.39	0.34	0.35	0.36	53	42	—21
11 » (c)	1.20	1.20	0.09	0.09	130	130	00
1 Fév.	0.46	0.54	0.31	0.29	66	83	22
13 » (a)	0.26	0.36	0.42	0.42	28	54	48
13 » (b)	0.36	0.36	0.31	0.31	40	40	00
15 » (c)	0.22	0.23	0.38	0.40	18	21	14
16 » (a)	0.24	0.22	0.27	0.29	15	14	—07
16 » (b)	0.20	0.18	0.38	0.38	15	12	—20
16 » (c)	0.18	0.20	0.46	0.44	15	18	17
18 » (b)	0.26	0.28	0.36	0.37	24	29	+17
18 » (c)	0.60	0.50	0.27	0.27	97	67	—31
% différence moyenne....							+04

Dans 20 autres expériences (tableau X), où la subordination ne s'est pas manifestée, nous n'avons observé qu'une augmentation d'énergie négligeable (4‰ en moyenne), à la suite de la section. Ces dernières expériences constituent donc un contrôle et montrent que lorsque les centres agissent sur la chronaxie motrice en la réduisant, l'énergie nécessaire à la stimulation se trouve accrue, ce qu'on peut traduire par une *excitabilité diminuée*.

De même on peut dire que l'excitabilité d'un nerf soumis à l'anélectrotonus est inférieure à celle d'un nerf normal. Nous verrons plus loin l'intérêt de cette nouvelle définition de l'excitabilité qui paraît de nature à fournir une mesure relative de l'inhibition. Pour l'instant son utilité est de mettre clairement en évidence le parallèle entre la

chronaxie de subordination et les phénomènes d'électrotonus, lequel se dessine de plus en plus au fur et à mesure que l'on étudie la subordination dans ses détails.

CHAPITRE VI

Discussion des conditions nécessaires à la mise en évidence des phénomènes de subordination

Dans les précédents chapitres nous avons examiné les variations des caractéristiques du nerf moteur sous l'influence des centres (phénomènes de subordination). Nos expériences montrent que les variations observées ne sont pas indépendantes les unes des autres, mais bien parfaitement liées entre elles. Ceci est de nature à réfuter une première objection possible sur la réalité des variations observées. En effet, si une seule des caractéristiques du nerf était étudiée, il se pourrait que les variations de celles-ci soient, jusqu'à un certain point, imputables aux erreurs de mesure, ce qui est hautement improbable quand les autres caractéristiques étudiées varient toujours suivant la même relation. Mais avant de discuter l'importance que peuvent avoir ces résultats, il est bon de bien préciser que les phénomènes rangés sous le nom de phénomènes de subordination relèvent réellement d'une action des centres sur le nerf.

En effet, on pourrait à première vue soulever deux arguments principaux contestant l'existence de la subordination.

Première objection : Fréquence irrégulière des phénomènes de subordination

La chronaxie de subordination et les modifications parallèles que nous avons observées sur les autres caractéristiques nerveuses n'étant pas présentes dans toutes les expériences, il pourrait se faire que la présence de ces phénomènes soit de nature accidentelle et non pas la conséquence de l'activité des centres.

Comme première réponse à cette objection nous dirons que le pourcentage d'expériences montrant les phénomènes de subordination de façon nette, augmente si les précautions suivantes sont exactement remplies.

a) Emploi de Grenouilles fraîchement capturées, ayant toutefois été maintenues un jour ou deux à la température du laboratoire. Choix d'animaux apparemment aussi sains que possible et manifestement très actifs.

b) Dissection extrêmement soignée de façon à éviter tout tiraillement du nerf. En effet, tout étirement, même léger, du nerf, paraît abolir sans retour tout phénomène de subordination sur ce nerf lui-même. Ce fait est, d'après nos expériences actuellement en cours, encore plus net chez les Mammifères, ce qui est compatible avec ce qu'ont observé FORBES et RAY (50), à savoir que les nerfs des Mammifères sont excessivement altérables par la moindre traction.

c) Ceci posé, la dissection doit être rapidement exécutée et des précautions doivent être prises (anesthésie) pour que ni le choc opératoire, ni la douleur due à la dissection ne réduisent définitivement l'activité des centres. Dans le même ordre d'idées, il faut éviter toute hémorragie. Mais, et cela est un point essentiel, l'anesthésie indispensable lors de la dissection, pour les raisons indiquées ci-dessus, doit être réglée de telle sorte qu'elle se dissipe rapidement car, ainsi que nous l'avons rappelé à diverses reprises, l'anesthésie supprime les phénomènes de subordination. Ceux-ci ne se manifestent donc avec toute leur intensité qu'autant que l'animal se trouve à la fois en état de veille et dans des conditions physiologiques normales.

De plus, en attendant que la hiérarchie des centres responsables des phénomènes de subordination soit entièrement précisée, il est bon, si l'on veut se convaincre de l'existence de ces phénomènes, de n'expérimenter que sur des animaux dont les centres supérieurs sont intacts au début de l'expérience. Ensuite toute lésion pratiquée sur les centres en état d'activité ainsi que l'isolement du nerf par section modifieront les diverses caractéristiques de ce dernier.

d) Le nerf étudié doit être, durant l'expérience, soigneusement protégé contre toute dessiccation. S'il devient nécessaire de l'humecter il faut, soit le plonger un instant dans les tissus voisins, soit l'arroser délicatement avec une solution d'eau physiologique convenable tant par la concentration de ses divers sels que par son pH. Il est à peine besoin de noter que la température doit être maintenue constante pendant l'expérience, afin que les variations des caractéristiques nerveuses observées ne puissent être attribuées aux changements de température.

Enfin il faut retenir deux facteurs qui influent sur la fréquence selon laquelle on observe les phénomènes de subordination.

Rôle de la saison. — Les variations des caractéristiques nerveuses selon l'action des centres sont, chez la Grenouille, d'observation beaucoup plus délicate lors de la période d'activité sexuelle. A ce moment, la rapidité fonctionnelle du nerf, comme l'indique d'ailleurs un métabolisme très augmenté [GERARD (68)], est considérablement accrue. La chronaxie notamment est très diminuée et de ce fait sa mesure est moins précise vu les très courtes durées de passage qu'il faut employer.

Inégalité de l'action des centres sur les nerfs symétriques d'un même animal. — Toutes les précautions ci-dessus étant prises, le pourcentage d'expériences au cours desquelles les phénomènes de subordination se manifestent nettement est d'au moins 50% et parfois davantage. Il reste donc un nombre notable d'expériences négatives lesquelles néanmoins servent de contrôle ainsi que nous l'avons vu. Or, beaucoup de ces expériences négatives peuvent s'expliquer comme suit : JASPER (77) en étudiant chez les Mammifères et chez les Amphibiens les chronaxies des nerfs symétriques (par exemple : sciatiques-gastrocnémiens droits et gauches) d'un même sujet, a remarqué que l'action des centres était généralement d'intensités très inégales sur ces deux nerfs. Il a pu chez l'Homme et le Rat relier le sens de cette inégalité au caractère droitier ou gaucher du sujet. Donc, si dans une expérience on n'étudie qu'un seul nerf, il se peut que l'action des centres ne se soit manifestée sur ce nerf qu'à un faible degré, tandis qu'elle était vraisemblablement importante sur le nerf symétrique. Comme chez la Grenouille, JASPER (77) a observé que la subordination était présente tantôt sur un nerf tantôt sur l'autre dans au moins 80% des expériences, ce fait rend compte de la majeure partie de nos expériences négatives ; le reste de celles-ci est alors trop faible pour que soit contestée la généralité des phénomènes étudiés et peut légitimement être attribué à la non-observation d'une ou de plusieurs des précautions signalées ci-dessus.

Enfin, il faut insister sur le fait que la subordination se manifeste inégalement sur les nerfs commandant les muscles fléchisseurs et sur ceux se rendant aux extenseurs d'un même membre. Il est donc souvent avantageux, pour mettre clairement en évidence les phénomènes de subordination, d'étudier simultanément ces deux nerfs

dans des conditions où l'activité des centres peut être réduite et rétablie à volonté par exemple au moyen de l'anesthésie [L. et M. LAPICQUE (228), KAJIWARA (237), RUDEANU et BONVALLET (309), JASPER (191), etc.].

Deuxième objection : Influence de la section du nerf

La différence des caractéristiques du nerf, soit en liaison avec les centres, soit isolé, a été souvent observée à la suite de la section du nerf. Il vient donc à l'esprit que, dans ces expériences, c'est la lésion produite par la section elle-même qui a modifié les caractéristiques du nerf. Cette action de la section du nerf est bien connue, mais nous allons voir qu'elle ne peut être rendue responsable des modifications des caractéristiques nerveuses observées dans nos expériences.

En effet, de nombreux auteurs, par exemple FLEISCHL et HEIDENHAIN (47), au siècle dernier, et plus récemment CHARBONNEL-SALLE (27) ont remarqué des modifications de l'excitabilité au voisinage de la section du nerf. Ces changements de l'excitabilité se traduisent par une rhéobase diminuée et une chronaxie accrue [CARDOT (23)] comme dans le cathélectrotonus. Il s'agit bien, en effet, d'un cathélectrotonus, c'est-à-dire d'une dépolarisation du nerf dans les régions voisines de la section sous l'effet du courant de démarcation. Mais jusqu'à quelle distance de la section, les paramètres de l'excitabilité sont-ils modifiés ? CARDOT (23) a montré que la chronaxie accrue près de cette dernière devient sensiblement *invariable* au-delà de 10 à 15 mm. En outre, la réponse complète à cette question est donnée par un travail récent de BISHOP (10-11). Cet auteur a étudié minutieusement sur le sciatique de la Grenouille l'influence du voisinage d'une lésion mécanique sur la polarisation, l'amplitude du potentiel d'action et l'intensité liminaire pour les stimuli brefs. Il a insisté sur le fait que ces diverses caractéristiques ne sont modifiées que jusqu'à une faible distance de l'endroit lésé (7 à 8 mm.), immédiatement après la lésion. Cette distance peut croître légèrement (jusqu'à 9 à 12 mm.) dans les minutes qui suivent, pour ensuite diminuer par suite de la repolarisation partielle du nerf au point lésé. Ainsi dans toutes nos expériences où l'isolement du nerf des centres a été réalisé par section haute dans la région lombaire, cette section, située au moins à 25 ou 30 mm. de la cathode stimulante, n'a pu affecter sensiblement les paramètres de l'excitabilité sous cette électrode et, *a fortiori*, la vitesse de propagation dans le segment

de nerf évidemment encore plus éloigné de la dite section. Ceci a été d'ailleurs de nouveau confirmé par de récentes expériences de Andrée MONNIER-DUMONT (recherches non encore publiées).

Bien entendu on ne saurait attribuer les modifications des caractéristiques nerveuses, consécutives à la section, à la dégénérescence du nerf, car ce phénomène ne s'observe qu'au bout de temps infiniment plus longs que ceux considérés dans les expériences de subordination.

Enfin, si vraiment la section du nerf était la cause des phénomènes que nous avons observés, son action devrait se faire sentir dans toutes nos expériences et non pas seulement dans une partie de celles-ci.

Il semble donc bien que les modifications des caractéristiques du nerf, après section, sont dues, quand elles se manifestent, à l'isolement du nerf des centres alors en état d'activité.

Cette affirmation est d'ailleurs justifiée par le fait [M. LAPICQUE (86-92)] qu'il n'est pas nécessaire que le nerf soit sectionné pour qu'apparaissent de telles modifications des caractéristiques nerveuses mais qu'il suffit que les centres actifs soient détruits (par exemple, écrasement du bulbe). Toutefois l'argument décisif en faveur de la réalité des phénomènes de subordination réside dans le fait que ceux-ci se montrent sur le nerf en complète liaison avec les centres. En effet, comme nous l'avons vu, les modifications des caractéristiques nerveuses sont *réversibles* par l'*action* d'anesthésiques ou de substances à action élective sur les centres (caféine) ⁽¹⁾.

Enfin, retenons le fait que l'action des centres, quand elle se manifeste, se traduit le plus souvent par des fluctuations incessantes des diverses caractéristiques du nerf : rhéobase, chronaxie, vitesse, potentiel de démarcation. La valeur moyenne de ces diverses caractéristiques ainsi fluctuantes est en général différente de la valeur moyenne de celles-ci lorsque l'action des centres est abolie.

Le caractère généralement essentiellement variable d'un instant à l'autre des différentes caractéristiques d'un nerf soumis à l'action des centres en état d'activité, conduit à admettre que cette activité centrale particulière, susceptible de modifier les caractéristiques du nerf, est elle-même de nature très fluctuante, comme il faudrait l'attendre d'un mécanisme qui conditionnerait l'infinie diversité des mouvements et leur coordination.

⁽¹⁾ Tout récemment TAWAST-RANCKENT (123) a confirmé ce fait : aucune modification des paramètres de l'excitabilité du nerf ne peut être observée, à la suite de la section, chez les grenouilles préalablement narcotinisées à l'uréthane.

CHAPITRE VII

Théorie des phénomènes de subordination

Analogie avec l'électrotonus

Conséquences possibles

Nous avons vu au cours du présent travail que les phénomènes de subordination sont en tous points parallèles aux phénomènes observés sous l'action de l'électrotonus.

Cette analogie qui, lors de la première étape de notre étude (recherche de la relation entre la vitesse de propagation et la chronaxie de subordination) ne constituait pour nous qu'une hypothèse de travail, s'est révélée de plus en plus étroite au fur et à mesure que nous considérons les modifications subies par d'autres caractéristiques du nerf sous l'action des centres. Elle reçoit une nouvelle confirmation par un travail de HUT (74) lequel a remarqué que la période réfractaire absolue était plus courte dans un nerf offrant une chronaxie réduite par subordination que sur les nerfs de chronaxie normale. Or, BISHOP et ERLANGER (13) ont observé que l'anélectrotonus (qui réduit la chronaxie) diminue également la dite période réfractaire. Il est donc possible de résumer l'analogie entre les phénomènes de subordination et l'anélectrotonus par le tableau suivant :

	Action des centres (Subordination)	Anélectrotonus
Rhéobase	+	+
Chronaxie	—	—
Produit Rhéobase $\times$ chronaxie ...	constant	constant
Excitabilité caractérisée par le produit rhéobase ² $\times$ chronaxie.....	—	—
Vitesse de propagation	—	—
Amplitude } } du potentiel d'action..	sans changement appréciable	augmentation peu sensible
Durée } }	sans changement appréciable	augmentation peu sensible
Potentiel de démarcation	+	+
Période réfractaire absolue.....	—	—

Dans ce tableau se trouvent côte à côte les variations produites par l'action des centres et un anélectrotonus d'intensité convenable.

Ce parallèle est évidemment suggestif. La conclusion qu'il n'est pas téméraire d'en tirer est que tout se passe comme si l'action des centres de subordination se traduisait essentiellement par une variation de la polarisation des nerfs, car une modification artificielle de la dite polarisation (électrotonus), de même ordre de grandeur, produit des variations des diverses caractéristiques des nerfs identiques, en amplitude et en signe, à celles observées lors de l'action des centres.

Ainsi se trouve établie une théorie cohérente du mécanisme de la subordination. Si, à l'avenir elle se révèle incomplète, elle n'en aura pas moins été, pour un temps, un moyen de raisonnement. En effet, cette théorie a des conséquences importantes qui permettent d'envisager autant de vérifications expérimentales :

Explication des variations de sens de la chronaxie de subordination

Les centres ne réduisent pas toujours la chronaxie, mais parfois l'augmentent, : ainsi la différence entre la chronaxie des extenseurs et des fléchisseurs disparaît sous l'anesthésie, non seulement parce que la chronaxie la plus brève croît, mais aussi quelquefois parce que la chronaxie la plus longue diminue ; autrement dit les chronaxies s'égalisent à un niveau intermédiaire entre les valeurs initiales [L. et M. LAPICQUE (86), KAJIWARA (91) RUDEANU et BONVALET (118), JASPER (77)]. Ceci suppose que sur certains nerfs, l'action des centres au lieu de réduire la chronaxie peut parfois l'augmenter. Ce fait, qui a été retrouvé également chez les Invertébrés [FREDERICQ (61)] rentrerait peut être dans la théorie ci-dessus. En effet, il s'agirait alors d'une diminution de la polarisation nerveuse analogue à un cathélectrotonus lequel produirait des variations en tous points inverses de celles indiquées dans le tableau ci-dessus. Ceci exige évidemment de nouvelles recherches.

b) Indépendance des phénomènes de subordination et de la température

Si on admet que les phénomènes de subordination sont à la base du fonctionnement du système nerveux et notamment conditionnent la coordination des mouvements, ils doivent se manifester chez les Poikilothermes avec la même intensité, dans une large gamme de

température. Or, si l'analogie des phénomènes de subordination avec l'électrotonus est réelle, cette condition peut être remplie. En effet, BISHOP et ERLANGER (13) ont indiqué que les variations *relatives* des différentes caractéristiques du nerf, sous l'effet de l'électrotonus, sont indépendantes de la température.

*c) Relation entre les phénomènes de subordination
et la théorie chronologique du système nerveux*

A la lumière de nos résultats expérimentaux nous allons étudier quelles seraient les conditions de passage entre les divers éléments nerveux dont l'un d'entre eux aurait ses caractéristiques modifiées par l'action des centres. On voit immédiatement que si la subordination, agissant sur un élément d'une chaîne nerveuse, est capable d'y créer les conditions du passage ou du non-passage de l'excitation, on aura là une explication satisfaisante de certains phénomènes de « facilitation » ou d' « inhibition ».

1° *Lieu des phénomènes de blocage* (ou disjonction). — Considérons trois éléments nerveux A B C, que l'excitation issue de A traverse normalement dans le sens A, B, C. Nous allons supposer que le neurone B a sa chronaxie modifiée par subordination, c'est-à-dire par l'action d'autres neurones. Pour l'instant nous ne rechercherons pas dans quel sens la chronaxie de B doit être altérée pour que l'influx de A y soit bloqué. En effet, ce que nous voulons faire remarquer, c'est que le blocage s'il se produit est dû à ce que les paramètres de l'excitabilité de B auront été rendus tels que le courant provoqué dans B, par le potentiel d'action de A, sera sous-liminaire. Mais si malgré la subordination qui s'exerce en B, l'influx issu de A parvient à exciter B, aucun blocage ne pourra se produire entre B et C, car nous avons vu que la subordination d'un nerf ne modifie pas de façon visible la durée et l'amplitude du potentiel d'action. Aussi l'action excitante de l'influx de B sur C ne sera pas altérée quel que soit le degré de subordination auquel B est soumis.

En conséquence, le blocage d'un influx s'il se produit, s'effectue à l'*entrée* d'un élément soumis à la subordination et non pas à la sortie de cet élément. De cette façon il est possible de rendre compte de ce que, lorsque les centres modifient la chronaxie des nerfs moteurs, les conditions de passage entre ces nerfs et les muscles correspondants

ne paraissent pas changées. En effet, dans ce cas, l'amplitude et la durée des influx moteurs ne sont pas modifiées.

Enfin ceci nous conduit peut-être à une explication d'un phénomène particulier aux centres nerveux : la conduction irréciproque entre deux neurones contigus. En effet, si on considère un neurone soumis à la subordination, l'influx provenant d'un neurone voisin y sera bloqué, tandis qu'un influx issu de ce neurone subordonné pourra exciter tout neurone contigu, car les caractéristiques de ce dernier influx n'ont point changé du fait de la subordination.

2° Recherche du sens de la subordination qui conditionne le blocage. Interprétation de l'inhibition. — Il s'agit de rechercher si, lorsqu'un élément nerveux a sa chronaxie réduite par subordination, le passage des influx issus des éléments voisins se trouve facilité ou entravé par le dit élément ? La réponse ne peut être donnée *a priori*, car nous avons vu que la diminution de chronaxie s'accompagne d'une augmentation de la rhéobase. Mais il apparaît précisément que la considération de ces variations opposées de la rhéobase et de la chronaxie peut apporter la solution de ce problème. En effet, rappelons que lorsque la subordination se manifeste ou quand l'électrotonus est réalisé, les variations de rhéobase et de chronaxie sont sensiblement inverses, de sorte que le produit rhéobase $\times$ chronaxie reste pratiquement constant. Ceci suggère une hypothèse quant à la modification que subirait la loi d'excitation intensités-durées de passage, soit du fait de la subordination, soit du fait de l'électrotonus.

Traçons schématiquement (fig. 8bis) une loi d'excitation que nous supposerons normale, et déterminons sur celle-ci la chronaxie (abscisse correspondant à l'ordonnée double de la rhéobase). Imaginons que l'augmentation de la polarisation du nerf, provoquée soit par l'anélectrotonus soit par la subordination, ait pour effet de simplement déplacer quelque peu cette courbe vers le haut de la figure, et parallèlement aux ordonnées : il est immédiatement visible qu'il s'ensuit une augmentation de la rhéobase et une diminution de la chronaxie.

Précisons ce raisonnement et pour cela admettons d'abord que la loi d'excitation normale s'exprime par une hyperbole équilatère [ce qui ne constitue qu'une première approximation, comme l'a montré LAPICQUE (84)]. Nous pouvons donc écrire :

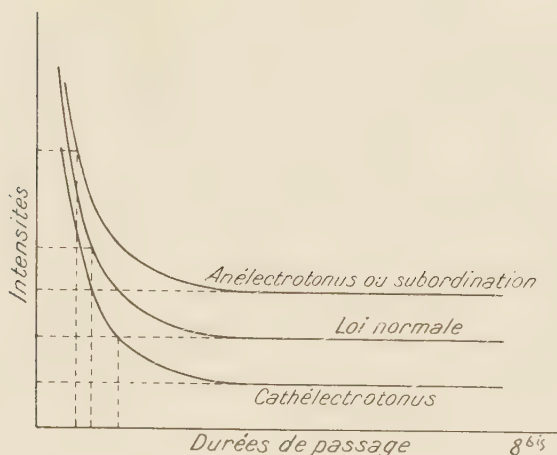


FIG. 8bis. — Schéma de l'action de la subordination ou de l'électrotonus sur la loi d'excitation intensités-durées de passage. Une simple translation de la dite loi, parallèlement aux ordonnées, permet de rendre compte des modifications observées dans les paramètres de l'excitabilité.

$$i = a \left(1 + \frac{\tau}{t} \right)$$

i = intensités liminaires.

a = rhéobase.

τ = chronaxie.

Supposons, comme ci-dessus, que la subordination ou l'anélectrotonus aient pour effet d'accroître toutes les intensités liminaires d'une égale quantité m . L'intensité a alors pour expression .

$$i = a \left(1 + \frac{\tau}{t} \right) + m$$

La rhéobase devient $a + m$ et la durée de passage t' , nouvelle chronaxie qui correspond, comme d'habitude, à une intensité double de la rhéobase $a + m$, a pour valeur $\frac{a \tau}{a + m}$; elle est donc représentée par un chiffre plus faible. Toutefois le produit rhéobase $\times$ chronaxie reste invariable.

Si, pour plus de précision, nous appliquons le présent raisonnement à une formule qui traduit plus exactement la loi expérimentale, par exemple à la formule empirique de LAPICQUE (84), il est possible de

démontrer qu'une réduction de la chronaxie du même ordre que celle observée lors de la subordination (par exemple 37%), ne s'accompagne que d'une variation minime du produit rhéobase $\times$ chronaxie (5%).

En résumé, un simple déplacement de la loi d'excitation parallèlement aux ordonnées rendrait quantitativement compte des variations des paramètres de l'excitabilité sous l'influence des modifications de la polarisation produites par la subordination ou par l'électrotonus. Ainsi, dans ces conditions, la forme de la loi d'excitation ne serait pas changée et, par conséquent, sa constante de temps réelle ne serait pas modifiée. Deux arguments d'ordre expérimental militent d'ailleurs en faveur de cette hypothèse : 1° la subordination n'altère pas la durée du potentiel d'action de manière sensible ; 2° la « pente limite » des courants stimulants progressifs d'établissement linéaire, laquelle est, de façon générale, inversement proportionnelle à la caractéristique chronologique du tissu considéré [LAPICQUE (84)], ne serait pas modifiée par l'électrotonus [FABRE et FAIDHERBE (44)].

Il ne faudrait pas déduire de ce raisonnement que la chronaxie est dépourvue de signification comme mesure de la caractéristique chronologique véritable d'un organe, car, d'une part ces variations de la chronaxie du fait de la subordination sont faibles vis à vis des énormes différences de chronaxie rencontrées le long de la série animale, et d'autre part la mesure de la chronaxie, lorsque la subordination se manifeste, est sans doute le seul moyen d'apprécier les variations de rhéobase. En effet, on sait combien la mesure absolue de la rhéobase est aléatoire en raison de l'incertitude où l'on se trouve quant à la fixité des conditions de distribution du courant, au cours d'une expérience. Or, ces variations de rhéobase semblent bien être le phénomène essentiel de la subordination.

Il apparaîtrait, en effet, si le raisonnement que nous venons d'exposer se vérifiait, que les conditions de passage de l'influx, entre deux éléments nerveux soumis à la subordination dépendraient surtout des niveaux de leurs rhéobases respectives. Ainsi lorsque la chronaxie diminuée par subordination se montre sur un élément nerveux, la rhéobase (ou seuil) de ce dernier se trouvant accrue, un tel élément dans ce cas serait moins excitable par un influx afférent et serait donc le siège d'une *inhibition*.

Ceci est d'ailleurs traduit par la formule de LASSALLE (98) qui donne une valeur relative de l'« excitabilité » liée à l'énergie néces-

saire à la stimulation. Nous avons vu en effet que, lorsque la chronaxie est réduite par subordination, on peut dire que l'« excitabilité » caractérisée par cette formule est *diminuée* ce qui est évidemment la condition de l'inhibition. D'après nos résultats expérimentaux nous pouvons préciser et dire : Lorsque, par exemple, la polarisation d'un élément nerveux croît, sous l'effet des centres, en conséquence sa chronaxie mesurée diminue, son « excitabilité » décroît, d'où « inhibition ». Inversement une baisse de la polarisation provoque au contraire un état de « facilitation ».

Ce raisonnement, à première vue un peu trop théorique, permet toutefois une interprétation singulièrement claire de l'action des nerfs extrinsèques du cœur. Nous verrons ensuite comment les phénomènes d'inhibition et d'accélération observés sur le cœur à la suite de l'excitation de ses nerfs extrinsèques, présentent une analogie remarquable avec les phénomènes d'inhibition et de facilitation dont les centres nerveux sont le siège et de plus suggèrent une hypothèse vraisemblable quant au mécanisme intime de la subordination.

d) Analogie possible entre l'action des nerfs extrinsèques du cœur et les phénomènes de subordination nerveuse

Nous avons indiqué, dans l'introduction du présent travail, que l'activité de certains nerfs modifie les paramètres de l'excitabilité des organes qu'ils commandent.

Par exemple, H. FREDERICQ (51, 53, 54, 55, 56, 58, 62). M. LAPICQUE et C. VEIL (96), FIELD et BRUCKE (46) ont montré, tant chez les Vertébrés que chez les Invertébrés, que la faradisation des nerfs inhibiteurs du cœur diminue la chronaxie de cet organe, tandis que l'excitation des nerfs accélérateurs l'allonge. Il y a là, à première vue, un paradoxe. En effet, dans la série animale on observe des rythmes cardiaques extrêmement différents. Les chronaxies de ces différents myocards sont d'autant plus élevées que le rythme est plus lent, ce qui est conforme à la règle générale indiquant que la chronaxie est inversement proportionnelle à la rapidité fonctionnelle. Or l'excitation des nerfs cardiaques produit des modifications opposées du rythme et de la chronaxie myocardique. Ce paradoxe s'expliquerait si on admettait que les paramètres de l'excitabilité du cœur sont modifiés, par l'excitation des nerfs extrinsèques, de la même manière que sont altérés les paramètres de l'excitabilité des

nerfs sous l'action des centres (subordination), c'est-à-dire essentiellement par suite de variation de la polarisation.

Relation entre la polarisation et le rythme de la réponse du nerf. — Nous allons tout d'abord préciser la relation qui, d'après des travaux récents, paraît exister entre la polarisation et la rythmicité de la réponse nerveuse.

En effet, BISHOP (9bis) a vérifié que la réponse d'un sciatique de Grenouille sous l'effet d'un courant constant, connue sous le nom de tétanos de Ritter était bien due à une réponse rythmique du nerf. Il a remarqué que le rythme de la réponse est d'autant plus rapide que le courant est plus intense, autrement dit que le nerf est plus profondément dépolarisé. Mais, dans ce cas, même si on prolonge le passage du courant, la réponse rythmique du nerf est fugace, cela probablement en raison des gaines de myéline entourant chaque fibre nerveuse. Les parois de ces gaines se polariseraient fortement sous l'effet du courant, et par conséquent, l'intensité de ce dernier au sein des axones, tomberait rapidement au-dessous de la valeur compatible avec la rythmicité. En effet, sur des nerfs dépourvus de myéline (nerfs d'Invertébrés) nous avons observé [JASPER et MONNIER (79)] que le phénomène est particulièrement net. La réponse rythmique dure autant que le courant lui-même sans être pratiquement altérée (fig. 9).



FIG. 9. — Calques d'oscillogrammes cathodiques des réponses rythmiques brèves du nerf de la pince de *Carcinus Moenas* pendant la stimulation par un courant continu d'intensité : de haut en bas, 1.2-1.4-2.8 rhéobase. L'onde lente, observable généralement sur de tels nerfs, n'est apparue ici que pour des intensités supérieures.

La fréquence croît rapidement dès que le courant excède le seuil (fig. 10) et tend vers une limite imposée par la période réfractaire.

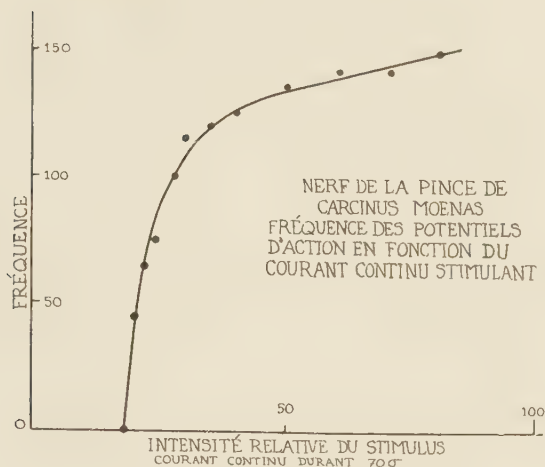


FIG. 10.

Ce résultat vient à l'appui de l'hypothèse récemment reprise par FESSARD (45), à savoir que la rythmicité est une propriété générale de toute matière nerveuse et probablement de toute substance excitable. En outre, nos résultats ci-dessus établissent de manière certaine que plus le courant dépolarisant le nerf est intense, plus la réponse rythmique est fréquente. En conséquence, il semble bien que la rythmicité est liée à une faible polarisation, que celle-ci soit naturellement à un niveau bas ou qu'elle y soit amenée par un courant dépolarisant convenable. Ainsi on peut concevoir que si on accroît la polarisation d'un organe donnant spontanément une réponse rythmique, le rythme sera ralenti, mais, dans ce cas, la chronaxie, mesurée dans l'intervalle des réponses, sera réduite du fait de l'augmentation de la polarisation, comme dans l'anélectrotonus. Ainsi bien qu'il puisse sembler téméraire d'appliquer au cœur les conclusions tirées de résultats expérimentaux obtenus sur le nerf, il est possible d'admettre que le ralentissement du rythme et le raccourcissement de la chronaxie cardiaque durant l'excitation du vague sont dus en réalité à un accroissement de la polarisation du myocarde.

Relation entre la polarisation et le rythme du cœur sous l'action des nerfs extrinsèques. — GASKELL (64, 65), puis BAYLISS (9), MEEK et EYSTER (104), SAMOILOV (119, 120) ont effectivement observé qu'à

la suite de la faradisation des fibres inhibitrices, le potentiel de démarcation (c'est-à-dire la polarisation) du muscle cardiaque était *accru* notablement. De même ces auteurs ont remarqué que l'excitation des fibres accélératrices produisait une variation inverse du dit potentiel.

Nous avons entrepris de vérifier les résultats des auteurs précités, car les variations du potentiel de démarcation du cœur, signalées par ceux-ci, sont en général minimales (quelques dixièmes de millivolts). Nous avons songé que la petitesse de ces chiffres était due à une technique défectueuse. En effet, tous ces auteurs reliaient directement le circuit de leur galvanomètre (galvanomètre à cadre mobile ou à corde) à deux électrodes placées l'une sur un point cautérisé de la surface du cœur, l'autre sur une région intacte de la dite surface. Or, cette disposition ne permet évidemment pas d'enregistrer un potentiel de démarcation, car elle ne constitue pas un montage électrométrique. La résistance de la corde du galvanomètre n'est jamais suffisamment grande par rapport à celle de la partie du cœur comprise entre les électrodes. Il circule toujours un courant notable dans la corde ; celle-ci joue à peu près le rôle d'un court-circuit et au bout de quelques instants la différence de potentiel due à la démarcation est abolie. Nous avons donc utilisé comme appareil enregistreur un galvanomètre à corde précédé d'une triode. L'emploi de celle-ci présente un double avantage :

1° On obtient ainsi un montage réellement électrométrique en raison de la haute résistance (plusieurs mégohms) du circuit d'entrée.

2° L'amplification donnée par la triode permet de grandes déviations de la corde (d'où sensibilité) tout en maintenant cette dernière tendue, ce qui assure l'enregistrement fidèle des phénomènes rapides.

Les recherches au moyen de ce dispositif sont encore en cours d'exécution ⁽¹⁾ ; aussi n'en indiquerons-nous que les tout premiers résultats sans formuler à leur sujet de conclusions trop absolues.

Nous avons surtout expérimenté sur le cœur de Tortue *in situ* mis à nu après trépanation de la carapace ventrale. Nous plaçons des électrodes impolarisables, l'une en fil d'argent chloruré accroché à la pointe du ventricule (ce qui suffit à mortifier le myocarde en

⁽¹⁾ Ces expériences, exécutées avec la collaboration de M. DUBUISSON, feront l'objet d'un exposé complet dans les *Archives Internationales de Physiologie*.

cette région de façon à permettre la mesure du potentiel de démarcation) ; l'autre du type d'Arsonval-Lapicque, sur la paroi latérale du ventricule.

Nous avons régulièrement observé, sur une vingtaine d'animaux, que le ralentissement du cœur, qu'il soit spontané ou consécutif à la faradisation du nerf vague dans la région cervicale, ou même dû au pincement du sinus, s'accompagne toujours d'un déplacement de la position de départ de la corde dans le sens d'une positivité. Celle-ci rétrocede au fur et à mesure que le cœur accélère son rythme. Cette positivité traduit un accroissement important du potentiel de démarcation, c'est à dire de la polarisation du ventricule, qui peut aller jusqu'à 4 millivolts environ ⁽¹⁾. La constance de ce résultat et la valeur élevée de ce chiffre, lesquelles ne se rencontrent pas dans les comptes rendus des travaux antérieurs, peuvent être attribuées à l'emploi d'une méthode d'enregistrement réellement électrométrique. Nous pouvons donc conclure que, d'une manière très générale, une diminution du rythme ventriculaire s'accompagne d'un accroissement de polarisation et vice versa. Ceci permet d'interpréter les variations des paramètres de l'excitabilité du myocarde (réduction de la chronaxie) durant l'excitation du vague. En effet, la polarisation avant une systole étant dans ce cas augmentée, on peut admettre que la chronaxie mesurée alors est diminuée comme celle d'un nerf dont la polarisation est accrue soit par anélectrotonus, soit par action des centres (subordination). Mais les expériences faites jusqu'ici ne nous permettent pas d'affirmer de façon absolue que les variations de polarisation sont la cause des variations du rythme du ventricule. Nos enregistrements montrent, en effet, que la corde du galvanomètre n'est jamais vraiment immobile : après chaque électrocardiogramme, la polarisation s'élève lentement jusqu'à ce que survienne le battement suivant. On peut ainsi concevoir

(1) Nous devons ajouter que nous n'avons pas jusqu'ici réussi, lors du ralentissement du rythme par excitation du vague, à mettre en évidence sur l'oreillette une positivité qui lui soit propre. La positivité que l'on observe dans ce cas sur cette dernière semble due à ce que la positivité du ventricule, en raison de la masse considérable de cet organe, déborde sur tous les tissus adjacents, où elle est décelable jusqu'à une distance de plusieurs centimètres. Lorsqu'on excite le vague après avoir préalablement arrêté définitivement le ventricule par une ligature auriculo-ventriculaire, le ralentissement de l'oreillette ne s'accompagne pas d'une positivité décelable. Il se peut d'ailleurs que la petitesse de celle-ci, si elle existe, soit liée aux conditions qui déterminent d'ordinaire chez l'oreillette un électrocardiogramme d'amplitude plus faible que celui du ventricule.

que si un processus quelconque venait à ralentir le rythme, la polarisation, après chaque battement, continuant à croître, atteindrait un niveau d'autant plus élevé que le prochain battement serait plus tardif. C'est d'ailleurs ce que nous avons généralement observé lors d'un ralentissement spontané du cœur. Les variations de la polarisation pourraient donc n'être liées que de façon secondaire aux variations de rythme et ne point être cause de ces dernières.

Toutefois dans plus de la moitié de nos tracés (66 sur 128) exécutés durant l'excitation du vague, nous avons remarqué que la positivité continue à croître malgré la reprise des battements, passe par un maximum après quelques battements, et décroît ensuite au fur et à mesure que le rythme redevient normal (fig. 11, tracé gauche) Ceci semble indiquer que l'excitation du vague s'accompagne généralement d'une augmentation réelle de la polarisation du ventricule, laquelle persiste quelque temps après l'excitation de ce nerf, et paraît s'ajouter à l'accroissement que provoquerait le ralentissement du rythme lui-même.

D'autre part 41 enregistrements indiquent que l'augmentation de polarisation, consécutive à l'arrêt par excitation vagale, rétrocede dès la reprise des battements (fig. 11, tracé droit) et 21 tracés montrent qu'elle reste stationnaire pendant quelques battements suivant la reprise.

Ainsi, pour l'instant, nous ne pouvons conclure que les variations de potentiel de démarcation observés lors des variations de rythme

LÉGENDE DE LA FIGURE 11.

Action de la faradisation du vague sur le potentiel de démarcation du ventricule du cœur de Tortue.

Electrocardiogrammes de Tortue (*Testudo graeca*). Electrodes impolarisables, l'une en fil d'argent chloruré accroché à l'apex du ventricule, l'autre du type d'Arsonval-Lapicque située à 1 centimètre de cette dernière. Les ECG sont donc monophasiques et dépassent le bord inférieur du film. La déflexion de la ligne de base vers le haut du film correspond à une positivité.

Excitation du vague droit indiquée par le signal. Echelle des temps : la longueur du trait blanc inférieur correspond à une minute.

Tracé droit : Expérience n° 15. Excitation du vague par courant alternatif 50 périodes. Tension entre les électrodes 1.2 V ; sensibilité 0.375 mV par mm. L'accroissement maximum de polarisation est de 3.75 mV.

Tracé gauche : Expérience n° 8. Excitation du vague par courant de bobine à trembleur (20 périodes). Sensibilité 0.3 mV par mm. L'accroissement maximum de polarisation est de 2.7 mV.

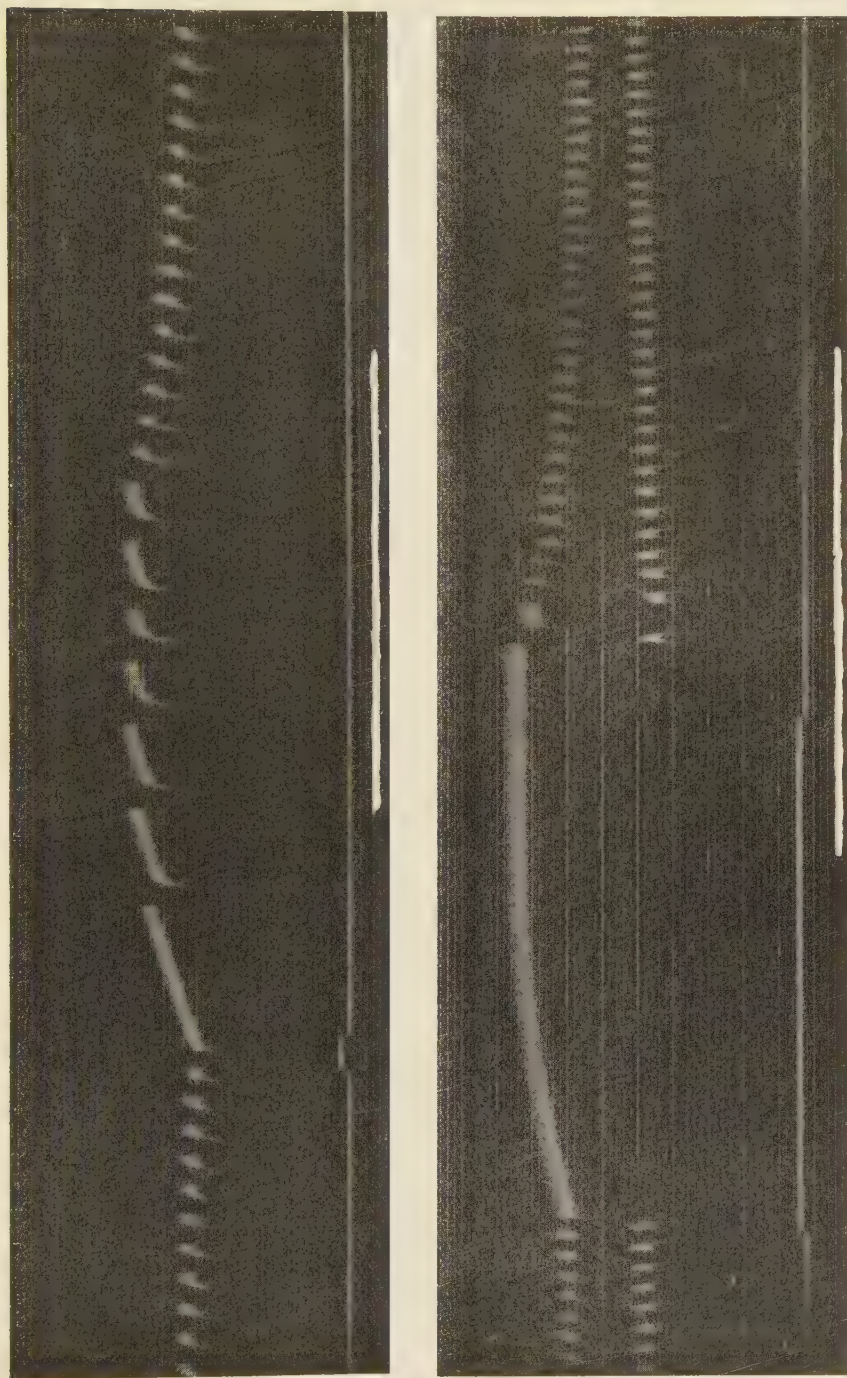


Fig. 14.

provoquées par l'excitation des nerfs extrinsèques, soient attribuables à des changements réels de la polarisation du myocarde dus à l'activité de ces nerfs et qui seraient la cause directe du ralentissement ou de l'accélération. Toutefois, d'après nos expériences, il existe une présomption en faveur de cette hypothèse ⁽¹⁾. De plus celle-ci est conforme à un fait connu, confirmé récemment encore par RIENMÜLLER (113), à savoir que le rythme du cœur se ralentit ou s'accélère lorsqu'on y fait circuler un courant dont l'anode ou la cathode sont situées au voisinage du sinus. En ce point, il se produit évidemment des modifications artificielles de la polarisation qui paraissent bien être responsables des variations du rythme. Indiquons ici qu'une relation entre la polarisation et le rythme de la réponse d'un organe tendrait à supporter l'hypothèse de VAN DER POL (125), récemment admise par FESSARD (45) à savoir que les réponses rythmées d'un organe quelconque rentreraient dans la catégorie générale des oscillations de « relaxation » ⁽²⁾.

On peut se demander par quel mécanisme les nerfs extrinsèques pourraient modifier la polarisation du myocarde. Bien entendu, on ne peut formuler que des hypothèses, mais il paraît plausible que les terminaisons de ces nerfs libèrent des substances capables respectivement d'accroître ou de diminuer la polarisation du muscle cardiaque ⁽³⁾.

En effet, on sait que la faradisation du vague modifie la solution physiologique perfusant le cœur. Celle-ci, ou liquide « vagal », con-

⁽¹⁾ Indiquons que nos toutes récentes expériences confirment que l'augmentation de polarisation du ventricule, sous l'action du vague, est bien réelle et n'est pas une conséquence du ralentissement du rythme. En effet, la faradisation du vague accroît la dite polarisation, même quand la fréquence des battements cardiaques est maintenue constante, au moyen d'excitations électriques rythmées appliquées sur le sinus.

⁽²⁾ On tend actuellement à dénommer ainsi tout phénomène périodique spontané nettement dénué de caractère sinusoïdal, c'est-à-dire toute oscillation *libre* accompagnée d'un nombre élevé d'harmoniques intenses. LE CORBEILLER (101) a récemment résumé les propriétés essentielles de ce type d'oscillations.

⁽³⁾ En effet, il paraît, *a priori*, difficile d'admettre que de telles substances se propageraient le long de ces nerfs en même temps que les propres influx de ces derniers. Ces substances devraient évidemment être différentes pour les nerfs accélérateurs ou inhibiteurs. Or, il est possible de suturer un nerf inhibiteur du cœur à un nerf spinal quelconque [ERLANGER (38)]. Après régénération l'excitation de ce dernier arrête le cœur ce qui indique que les fibres nerveuses inhibitrices n'ont pas de structure spécifique. En outre, fibres accélérateurs et inhibitrices ont des potentiels d'action en tous points semblables [ERLANGER et GASSER (40-41), BISHOP et HEINBECKER (15, 16, 17)] au moins quant à leur signe.

tient un excès d'ions K [HOWELL (71, 72), HOWELL et DUKE (73) et TEN CATE (124)], mais surtout très probablement de l'acétylcholine [LOEWI (102)].

Or, ce liquide « vagal » jouit de la propriété de réduire la chronaxie et d'accélérer le rythme [FREDERICQ (55)] de tout cœur où on le fait circuler. De même l'excitation des fibres accélératrices libéreraient dans le cœur des substances ayant l'effet inverse (1).

Il semble que l'on pourrait proposer une hypothèse permettant de rendre compte ainsi des effets antagonistes des nerfs sympathiques et parasympathiques. Ces nerfs sont susceptibles de modifier les paramètres de l'excitabilité de nombre d'organes auxquels ils se rendent [L. et M. LAPICQUE (89, 90, 94, 96), FREDERICQ (51, 55, 57, 62)] et paraissent y faire naître des substances dont la nature chimique semble tout près d'être précisée [BACQ et Victor HENRI (7, 8)]. Or, il serait possible que l'action de ces deux sortes de nerfs sur la polarisation des organes correspondants soit inverse, ce qui expliquerait leur effet antagoniste. De même, il se pourrait que les poisons para et sympathicomimétiques aient en général des effets opposés sur la polarisation. Cette hypothèse peut paraître aventurée, mais il est bon de remarquer qu'elle permet d'interpréter le fait signalé par FREDERICQ (52), à savoir que beaucoup de poisons n'agissent pas de la même manière sur le rythme et sur la chronaxie du myocarde. Certains en effet, ralentissent le cœur et en réduisent la chronaxie ou inversement, d'autres au contraire, diminuent la fréquence cardiaque et accroissent la chronaxie ou vice-versa. Nous avons donc supposé que les premiers agissent essentiellement sur le degré de polarisation du myocarde, tandis que les seconds modifieraient principalement la rapidité fonctionnelle de cet organe, et accessoirement sa polarisation.

Des expériences actuellement en cours, paraissent apporter une certaine confirmation à cette hypothèse. En effet, le ralentissement ou l'accélération du cœur à la suite de l'injection dans la circulation respectivement d'un parasympathicomimétique tel que l'acétyl-

(1) Notons que si vraiment l'accélération et l'inhibition du cœur sont dues à la libération de telles substances sous l'effet d'influx nerveux afférents, il est possible que les formules indiquées par GILSON (69) et ROSENBLUETH (115) pour expliquer l'accumulation de celles-ci, en fonction du temps, soient valables. Ces auteurs supposent en effet que la quantité de substance produite dépend du nombre des influx et disparaît dans l'intervalle de ceux-ci soit par diffusion, soit par une réaction chimique réversible.

choline ou d'un sympathicomimétique comme l'adrénaline, s'accompagne de variations de la polarisation du myocarde assez analogues à celles dues à l'excitation des nerfs extrinsèques.

e) Essai d'interprétation de l' « état d'inhibition » central de Sherrington

La nouvelle interprétation du mode d'action des nerfs cardiaques que nous venons d'exposer peut-elle être de quelque valeur lorsque transposée au système nerveux ? Il semble bien qu'il en soit ainsi. En effet, certains aspects de l'inhibition dans les centres ne s'expliquent guère, comme ECCLES et SHERRINGTON (37) l'ont montré, que par l'existence de fibres nerveuses inhibitrices. Autrement dit, ces fibres seraient susceptibles de transmettre des influx, par ailleurs en tous points semblables à ceux des fibres motrices et sensorielles, mais dont l'action centrale se traduirait par un « état d'inhibition », c'est-à-dire par un phénomène de signe inverse de celui produit par les autres fibres afférentes, lequel pourrait être dénommé « état d'excitation ». Une telle hypothèse est en effet nécessaire pour expliquer les phénomènes de commande réciproque découverts par SHERRINGTON et qui sont l'expression de la coordination des mouvements. On sait que cet auteur a montré que lors de tout mouvement, flexion par exemple, les muscles antagonistes, c'est-à-dire en ce cas les extenseurs, sont relâchés.

La nature intime de cet « état d'inhibition » est une question jusqu'ici restée sans réponse (1). Toutefois il n'est pas absurde de supposer qu'il s'accompagne d'un accroissement de la polarisation, ce qui se traduirait par une chronaxie réduite dite de subordination.

Nous avons en effet admis, à la suite du travail de LASSALLE (98), que telles étaient les conditions d'une inhibition. Mais dans ce cas, il devrait être possible de mettre en évidence expérimentalement un tel accroissement de la polarisation. Or, GASSER et GRAHAM (67) ont réussi, en excitant les racines de la moelle et en enregistrant les potentiels d'action éveillés dans la moelle, à montrer que ceux-ci se composent 1° d'abord d'un potentiel d'action rapide ; 2° d'un potentiel d'action fort prolongé que l'on pourrait attribuer aux neu-

(1) Rappelons que FULTON (63) puis SAMOILOFF et KISSELEFF (121) ont émis l'hypothèse que cet état d'inhibition est produit, comme dans le cas du cœur, par la libération de certaines substances.

rones intercalaires de grande chronaxie supposés par LAPICQUE (85), et enfin 3^o d'un potentiel transitoire différent des deux premiers parce que positif au lieu de négatif.

Cette positivité transitoire serait d'après GASSER et GRAHAM (67) parallèle à l'« état d'inhibition » central de Sherrington. Il est très remarquable que ceci constitue la première observation d'une activité électrique nerveuse positive, précisément dans la région où on pouvait en prévoir l'existence.

Ce point exige évidemment de nouvelles recherches, mais les conséquences en sont curieuses. En effet, si l'accroissement de la polarisation est le phénomène qui provoque l'inhibition ⁽¹⁾ et si réciproquement une baisse de polarisation entraîne le résultat inverse, soit la « facilitation », on peut prévoir l'existence de neurones spécialisés capables de modifier la polarisation des neurones médullaires, tout comme les fibres « inhibitrices » de Sherrington paraissent susceptibles de le faire selon l'hypothèse ci-dessus. On peut donc concevoir que, par suite de l'activité de ces neurones spécialisés, la polarisation des neurones médullaires s'élève ou diminue, de sorte que ces derniers sont respectivement moins excitables (inhibition) ou plus excitables (facilitation) par les influx afférents réflexogènes qui leur parviennent. De plus on peut admettre que si la polarisation des neurones médullaires baisse au-dessous du niveau qui conditionne la rythmicité, ces neurones seront le siège d'une réponse rythmique dont la fréquence sera d'autant plus grande que la dépolarisation aura été plus intense et qui persistera autant que la polarisation aura été maintenue en-dessous de la valeur correspondant au seuil de la rythmicité. On aperçoit ainsi la possibilité d'une réponse des centres en l'absence d'influx afférents réflexogènes. Ceci, bien qu'entièrement hypothétique, permet peut-être d'expliquer le phénomène de l'« after discharge » de SHERRINGTON (122) et autorise à penser qu'une réponse rythmique spontanée d'un neurone peut être arrêtée (inhibée) si le niveau de la polarisation de ce dernier est relevé par suite, notamment, de l'activité de fibres inhibitrices.

(1) L'hypothèse d'après laquelle l'inhibition serait provoquée par une augmentation de la polarisation explique le fait observé par SHERRINGTON, à savoir que l'« état d'inhibition » n'entraîne jamais par lui-même d'excitation. Celle-ci en effet, ne s'observe sur un nerf qu'à la cathode d'un courant, c'est-à-dire en une région où la surface du nerf est dépolarisée.

f) Tentative d'interprétation de l' « after discharge »

En effet, soit des stimuli appliqués sur un nerf et provoquant une salve d'influx afférents réflexogènes susceptibles de produire, dans les neurones médullaires, un « état d'excitation » d'intensité telle que les dits neurones répondent, d'où réflexe. Il est possible que d'autres influx afférents, mais cheminant dans des fibres spécialisées, diminuent temporairement l'inhibition de ces neurones, c'est-à-dire en réduisent momentanément la polarisation, de sorte qu'après la première réponse provoquée par un train d'influx réflexogènes et une fois écoulée la période réfractaire de ces neurones, ceux-ci soient capables d'en donner une deuxième du fait que leur polarisation a été pour un instant inférieure au niveau conditionnant la rythmicité. Ainsi serait provoquée une réponse retardée ou « after discharge ».

En outre, on sait que cette décharge se traduit par un train durable d'influx moteurs répétés. L'allure rythmique de cette décharge pourrait peut-être trouver son explication dans l'hypothèse formulée par LAPICQUE (85), et confirmée d'ailleurs par plusieurs faits expérimentaux, de l'existence au milieu de l'arc réflexe, de neurones de chronaxies très supérieures à celles des neurones sensoriels et moteurs (LAPICQUE). En effet, cette grande chronaxie postule un potentiel d'action durable, ce qui est la condition que doit remplir ce dernier pour exciter rythmiquement les neurones moteurs de brève chronaxie. Le potentiel d'action des neurones médullaires agirait donc sur les terminaisons des neurones moteurs (dépourvues de myéline) comme un courant constant prolongé sur un nerf non myélinisé, c'est-à-dire provoquerait une réponse rythmique.

De plus, la période réfractaire de ces neurones médullaires de grande chronaxie est évidemment longue, ce qui rend compte du temps de latence élevé de l' « after discharge » interprétée selon le raisonnement précédent.

g) Relation entre la commande réciproque et la subordination

SHERRINGTON (122) a observé que, dans un mouvement réflexe, par exemple dans l'extension d'un membre, les muscles antagonistes (ici les fléchisseurs) étaient relâchés. Ceci serait la conséquence d'un « état d'excitation » dans les neurones médullaires correspondant

aux nerfs extenseurs et d'un « état d'inhibition » dans ceux correspondant aux fléchisseurs. Cet état d'inhibition dans ces derniers neurones serait dû à l'activité de fibres inhibitrices afférentes dont les terminaisons intramusculaires seraient excitées par la contraction du muscle. Or, nous avons vu (chapitre I) que nerfs fléchisseurs et extenseurs n'ont jamais même chronaxie quand les mouvements sont nettement coordonnés. Rappelons que ces différences de chronaxie entre nerfs fléchisseurs et extenseurs sont d'origine centrale, car elles sont susceptibles de varier d'un instant à l'autre, en grandeur et en signe, sous l'influence de la posture, et d'être supprimées à la suite de l'administration d'anesthésiques. Elles sont donc essentiellement un phénomène de subordination. Leur relation avec la commande réciproque de Sherrington paraît évidente. En effet, il ressort des recherches de JASPER (75, 76, 77) que le signe de la différence entre les chronaxies des fléchisseurs et des extenseurs, pour un membre donné et pour une position définie de ce membre, est lié au caractère droitier ou gaucher du sujet, c'est-à-dire à la plus ou moins grande facilité avec laquelle ce dernier exécute avec ce membre un mouvement de sens déterminé. De plus, comme le signe de cette différence entre les chronaxies paraît le plus souvent être inversé à la suite du changement de posture [(LAPICQUE (87), LAUGIER, LIBERSON et NEOUSSIKINE (100) RUDEANU (116)], il paraît raisonnable de dire que, selon le caractère droitier ou gaucher du sujet et la posture du membre considéré, l'un des nerfs antagonistes d'un mouvement est normalement en état d'inhibition par rapport à l'autre, ce que traduit la différence entre les chronaxies et ce que pourrait montrer, sans doute, la différence entre les polarisations. Cette inhibition relative d'un des deux nerfs est simplement modifiée lors de l'accomplissement d'un mouvement réflexe (commande réciproque). Ainsi il se peut que la commande réciproque se traduise préalablement au mouvement par une variation très rapidement transitoire (sans doute difficile à démontrer expérimentalement) de la différence entre les chronaxies et entre les polarisations des nerfs antagonistes et des neurones moteurs correspondants. En résumé, il paraît extrêmement probable que les phénomènes de subordination de L. et M. LAPICQUE (87) et la commande réciproque de SHERRINGTON (122) ne sont qu'un seul et même aspect du mécanisme de la coordination des mouvements.

h) Conclusions

L'expérience nous a donc montré que la subordination fait varier non seulement les paramètres de l'excitabilité du nerf, comme l'a établi M. LAPICQUE, mais encore d'autres caractéristiques, telles que la vitesse de propagation du potentiel d'action et le potentiel de démarcation. La subordination est donc susceptible de modifier l'ensemble des propriétés du nerf. Elle est donc un phénomène capable d'introduire dans le système nerveux la souplesse qu'exige son fonctionnement infiniment diversifié. En l'absence d'un tel phénomène, cette diversité serait impossible, car le fonctionnement des diverses parties du système nerveux serait défini une fois pour toutes par leurs caractéristiques chronologiques respectives, rigide-ment fixées. L'importance fondamentale de la subordination est donc évidente.

D'autre part, nous avons pu en éclaircir le mécanisme dans une certaine mesure. En effet, nous avons exposé les faits expérimentaux qui nous ont conduit à admettre un parallèle entre les manifestations de la subordination et celles de l'électrotonus. Nous en avons conclu que le mécanisme essentiel de l'action des centres, dénommée subordination, consistait en des variations de la polarisation des nerfs commandées par les centres. Nous avons pu également établir que les réponses rythmiques d'un organe, quand elles se produisent, semblent dépendre d'une polarisation réduite chez ce dernier. En effet, le rythme paraît être, toutes choses égales d'ailleurs, fonction inverse du degré de polarisation. Enfin l'augmentation de la polarisation d'un élément nerveux sous l'effet des centres, laquelle s'accompagne d'une diminution de la chronaxie de cet élément, semble constituer un mécanisme essentiel de l'inhibition.

Bien entendu, les conséquences logiques que nous avons tirées de ces conclusions et que nous avons indiquées dans le présent chapitre ne sont pour nous que des hypothèses de travail destinées à servir de point de départ à des expériences ultérieures. Ainsi, la recherche la plus urgente, à notre avis, consisterait dans la détermination du mode de propagation le long des nerfs des modifications de polarisation imposées par les centres, si, comme nous pensons l'avoir établi, la subordination se traduit surtout par des changements de polarisation. En effet, ceux-ci doivent être fort différents,

par leur durée et par leur signe, des variations électriques, ou potentiels d'action, selon lesquelles les éléments nerveux manifestent leur activité fonctionnelle.

C'est pour cette raison qu'il nous paraît que se révélera féconde l'étude des variations *lentes* de potentiel des différentes régions du système nerveux. Certaines expériences récentes de ADRIAN et BUYTENDYK (5) et de BISHOP et BARTLEY (12) paraissent constituer la première contribution à cette recherche.

BIBLIOGRAPHIE

1. ACHELIS, J. D. — Ueber die Umstimmung des peripheren motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.*, 1928, CCXIX, 411.
2. ADRIAN, E. D. — The all or none principle in nerve. *Jour. of Physiol.*, 1913, XLVII, 460.
3. ADRIAN, E. D. — The recovery process of excitable tissues. Part. I. *Jour. of Physiol.*, 1920, LIV, 1.
4. ADRIAN, E. D. — The recovery process of excitable tissues. Part II. *Jour. of Physiol.*, 1921, LV, 193.
5. ADRIAN, E. D. et BUYTENDIJK, F. J. J. — Potential changes in the isolated brainstem of the goldfish. *Jour. of Physiol.*, 1931, LXXI, 121.
6. ADRIAN, E. D. et LUCAS, K. — On the summation of propagated disturbances in nerve and muscle. *Jour. of Physiol.*, 1912, XLIV, 68.
7. BACQ, Z. M. — Recherches sur la physiologie du système nerveux autonome. III. Les propriétés biologiques et physico-chimiques de la sympathine comparées à celles de l'adrénaline. *Arch. Int. Physiol.*, 1933, XXXVI, 167.
8. BACQ, Z. M. et HENRI, V. — Preuve spectrographique de la formation de substances par excitation des nerfs cardiaques. *C. R. Acad. Sc.*, 1933, CXCVI, 135.
9. BAYLISS, W. M. — Principles of general physiology. Longmans New-York, 1927.
- 9bis. BISHOP, G. H. — The relation between the threshold of nerve response and polarization by galvanic current stimuli. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1928, LXXXIV, 417.
10. BISHOP, G. H. — Action of nerve depressants on potential. *Jour. of Cell. and comp. Physiol.*, 1932, I, 177.
11. BISHOP, G. H. — The relation of nerve polarization to monophasicity of its response. *Jour. of Cell. and comp. Physiol.*, 1932, I, 371.
12. BISHOP, G. H. et BARTLEY, G. — Electrical activity of the cerebral cortex as compared to the action potential of excised nerve. *Proc. Exp. Biol. and Med.*, 1932, XXIX, 775.
13. BISHOP, G. H. et ERLANGER, J. E. — The effects of polarization upon the activity of vertebrate nerve. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1926, LXXVIII, 630.
14. BISHOP, G. H., ERLANGER, J. E. et GASSER, H. S. — Distortion of action potentials as recorded from the nerve surface. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1926, LXXVIII, 592.

15. BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. — Differentiation of axon types in visceral nerves by means of the potential record. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1930, XCIV, 170.
16. BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. — Effect of frequency and intensity in stimulation of cervical sympathetic nerve fibers to eye. *Proc. Exp. Biol. and Med.*, 1931, XXVIII, 682.
17. BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. — A functional analysis of the cervical sympathetic nerve supply to the eye. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, C, 519.
18. BLAIR, E. A. et ERLANGER, J. E. — Responses of axons to brief shocks. *Proc. Exp. Biol. and Med.*, 1932, XXIX, 926.
19. BLAIR, E. A. et ERLANGER, J. E. — On the effects of polarization of nerve fibers by extrinsic action potentials. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, CI, 559.
20. BOUMAN, H. D. — Beitrag zur Kenntnis der Erregungsleitung vom Nerven zum Muskel. *Ar. Néerl. de Physiol.*, 1931, XVI, 168 et 350.
21. BOUMAN, H. D. — *Ibid.*, 1932, XVII, 12, 279 et 307.
22. BOURGUIGNON, G. — La chronaxie chez l'homme. Etude de Physiologie générale des systèmes neuro-musculaires et des systèmes sensitifs. Thèse de Sciences, Paris 1923, Masson.
23. CARDOT, H. — Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle. *Thèse de Sciences Paris*, 1912.
24. CARDOT, H. et LAUGIER, H. — Variations des paramètres caractéristiques de l'excitabilité des nerfs sous l'influence de l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, 1914, LXXVI, 249.
25. CARDOT, H. et LAUGIER, H. — Influence de l'écartement des électrodes dans les mesures d'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.*, 1914, LXXVI, 539.
26. CARDOT, H., RÉGNIER, J., SANTENOISE, D. et VARE, T. — Excitabilité corticale et pneumogastrique. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVI, 698.
27. CHARBONNEL-SALLE. — Recherches expérimentales sur l'excitabilité des nerfs moteurs et l'électrotonus. *Bibl. de l'Ecole des Hautes Etudes, sect. Sc. Nat.*, 1881, XXIV, 21.
28. CHAUCHARD, A. et B. — Chronaxie de la voie motrice cortico-médullaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, XCII, 955.
29. CHAUCHARD, A. et B. — Modifications des paramètres de l'excitabilité des zones motrices de l'écorce cérébrale sous l'influence du chloroforme. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVI, 1263.
30. CHAUCHARD, A. B. et P. — Influence des centres sur l'excitabilité des nerfs moteurs chez les crustacés. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CXI, 621.
31. COVACIU ULMEANU et NEOUSSIKINE, B. — Influence de l'entraînement sur la modification de la chronaxie au cours de l'exercice physique. *C. R. Soc. Biol.*, CVIII, 1118.
32. DALE, D. et MINES, G. R. — The influence of nerve stimulation on the electrocardiogram. *Jour. of Physiol.*, 1913, XLVI, 319.
33. DAVIS, H., FORBES, A., BRUNSWICK, D. et HOPKINS, A. — Studies of the nerve impulse. II. The question of decrement. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1926, LXXVI, 448.
34. DORSEY, J. M. et TRAVIS, L. E. — Effect of alcohol on the patellar tendon reflex time in dogs. *Arch. Neurol. and Psychiat.*, 1930, XXIV, 48.
35. DORSEY, J. M. et TRAVIS, L. E. — Reflex response latencies in manic and depressive cases of the cyclothymic group and in cases of catatonic stupor of the schizophrenic group. *Arch. Neurol. and Psychiat.*, 1932, XXVII, 687.
36. DUBUISSON, M. — Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des invertébrés. VIII. Nouvelles recherches sur le rôle du plexus cardiaque de la limule. Chronaxie de subordination. *Arch. Int. Physiol.*, 1931, XXXIII, 273.

37. ECCLES, J. C. et SHERRINGTON, C. S. — Flexor reflex responses to successive afferent volleys. *Jour. of Physiol.*, 1930, LXX, 25.
38. ERLANGER, J. E. — On the union of a spinal nerve with the vagus nerve. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1905, XIII, 372.
39. ERLANGER, J. E. — Further studies on the physiology of heart block. The effects of extra systoles upon the dog's heart and upon strips of terrapin's ventricle in the various stages of the block. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1906, XVI, 160.
40. ERLANGER, J. E. et GASSER, H. S. — The action potential in fibers of slow conduction in spinal roots and somatic nerves. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1930, XCII, 43.
41. ERLANGER, J. E., GASSER, H. S. et BISHOP, G. H. — The compound nature of the action current as disclosed by the cathod ray oscillograph. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1924, LXX, 624.
42. EUCKEN. — Zur theorie des electrischen Nervenreizung durch Kondensatorentladung. *Pflüger's Arch.*, 1908, CXXIII, 454.
43. FABRE, Ph. — Sur l'interprétation des écarts à la loi hyperbolique d'excitabilité dans l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 942.
44. FABRE, Ph. et FAIDHERBE, P. — Constance de la pente limite, variations inverses de la chronaxie et de la constante linéaire au cours de l'électrotonus des nerfs. *C. R. Acad. Sc.*, 1933, CXCVI, 134.
45. FESSARD, A. — Les rythmes nerveux et les oscillations de relaxation. *Année psych.*, 1931, XXXII, 49.
46. FIELD, H. et BRÜCKE, E. T. — Erregbarkeit und Chronaxie des Herzens während der Vaguswirkung. *Pflüger's Arch.*, 1926, CCXIII, 715.
47. FLEISCHLE et HEIDENHAIN. — Stud. d. physiol. Inst. zu Breslau, Leipzig, 1861.
48. FLORKIN, M. — Chronaxie de l'estomac de la grenouille pendant la faradisation du pneumogastrique. Action des poisons dits vagotoniques sur la chronaxie du cloaque isolé. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVII, 1177.
49. FLORKIN, M. — Action bathmotropique de l'excitation du pneumogastrique sur l'estomac appréciée chez la grenouille par la mesure de la chronaxie. *Arch. Int. Physiol.*, 1928, XXX, 109.
50. FORBES, A. et RAY, L. H. — The conditions of survival of Mammalian nerve trunks. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1923, LXIV, 435.
51. FREDERICQ, H. — L'action bathmotrope du pneumogastrique cardiaque appréciée chez le chien par la mesure de la chronaxie du myocarde ventriculaire. *Arch. Int. Physiol.*, 1924, XXIII, 168.
52. FREDERICQ, H. — Action des poisons modificateurs du rythme cardiaque sur la chronaxie du ventricule. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, XCII, 739.
53. FREDERICQ, H. — Le mécanisme humoral de l'action exercée par le pneumogastrique sur la chronaxie du myocarde. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, XCII, 208 et 462.
54. FREDERICQ, H. — L'action bathmotrope du sympathique cardiaque. *Arch. Int. Physiol.*, 1925, XXIV, 113.
55. FREDERICQ, H. — Recherches chronaximétriques relatives au mécanisme humoral de l'action du vagosympathique sur l'excitabilité du cœur des Poecilothermes. *Arch. Int. Physiol.*, 1925, XXIV, 294.
56. FREDERICQ, H. — Démonstration par des expériences chronaximétriques de l'action bathmotropique directe des nerfs extrinsèques du cœur. *Arch. Int. Physiol.*, 1926, XXVII, 42.
57. FREDERICQ, H. — Action de la faradisation subliminaire des nerfs moteurs de la vessie sur la chronaxie des muscles vésicaux du chien. *Arch. Internat. Pharmac.*, 1930, XXXVIII, 438.

58. FREDERICQ, H. — Action des nerfs inhibiteurs sur la chronaxie cardiaque nerveuse et musculaire de « *Limulus polyphemus* ». *Arch. Int. Physiol.*, 1930, XXXII, 126.
59. FREDERICQ, H. — La métachronose (ou changement de chronaxie) des viscères, produite par l'excitation des nerfs de la vie végétative. *Bull. Acad. Roy. de Méd. de Belg.*, 30 mai 1931, 272.
60. FREDERICQ, H. — Métachronoses, ou changements de chronaxie d'origine centrale et d'origine périphérique, observées dans les nerfs viscéraux, inhibiteurs du cœur des céphalopodes. *Arch. Int. Physiol.*, 1932, XXXV, 214.
61. FREDERICQ, H. — La chronaxie de subordination chez les invertébrés. *Arch. Int. Physiol.*, 1932, XXXV, 229.
62. FREDERICQ, H. et BROUHA, A. — Action du pneumogastrique sur la chronaxie du cœur des poissons. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCIX, 1233.
63. FULTON, J. F. — Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore and London, 1926.
64. GASKELL, W. H. — On the action of muscarine upon the heart and on the electrical changes in the non-beating cardiac muscle brought about by stimulation of the inhibitory and augmentor nerves. *Jour. of Physiol.*, 1887, VIII, 404.
65. GASKELL, W. H. — The contraction of cardiac muscle. Text book of Physiol., by Schäfer E. A., Henry Frowde, Hodder and Stoughton, London, 1898, 169.
66. GASSER, H. S. et ERLANGER, J. E. — A study of the action currents of nerve with the cathod ray oscillograph. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1922, LXII, 496.
67. GASSER, H. S. et GRAHAM, H. Tr. — Potentials produced in the spinal cord by stimulation of dorsal roots. Résumé des communications au XIV^e Congrès Internat. de Physiol. Rome 1932, 92.
68. GERAARD, R. W. — Nerve metabolism. *Physiol. Rev.*, 1932, XII, 469.
69. GILSON, A. S. — Vagal depression of the turtle atrium. A study of the integration of effect of nerve impulses. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, C, 459.
70. HERMANN, L. — Ueber indirekte Muskelreizung durch abgebrochene Kondensatorentladungen. *Pflüger's. Arch.*, 1906, CXXVII, 172.
71. HOWELL, W. H. — Vagus inhibition of the heart in its relation to the inorganic salts of the blood. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1906, XV, 280.
72. HOWELL, W. H. — Inhibition. *Physiol. Rev.*, 1925, V, 161.
73. HOWELL, W. H. et DUKE, W. W. — The effect of vagus inhibition on the output of Potassium from the heart. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1908, XXI, 51.
74. HUT, L. J. — Parallelismus zwischen Chronaxie und Refraktärphase. *Acta brev. neerl. Physiol.*, 1931, I, 174.
75. JASPER, H. H. — A laboratory study of diagnostic indices of bilateral neuromuscular organisation in stutters and normal speakers. *Psychol. Monographs*, 1932, XLIII.
76. JASPER, H. H. — L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez la grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 376.
77. JASPER, H. H. — L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez les mammifères. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 702.
78. JASPER, H. H. — L'action des centres nerveux sur la fonction du temps dans l'excitabilité des nerfs moteurs du crabe. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 230.

79. JASPER, H. H. et MONNIER, A. M. — Pseudochronaxies des systèmes neuromusculaires des crustacés, dues à la réponse rythmique du nerf. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 233.
80. KREEZER, G. — Changements dans l'excitabilité réflexe sous l'influence de diverses substances appliquées sur le thalamus. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 694.
81. LAMBRECHTS, A. — Action du liquide vagal sur l'imbibition du muscle strié, l'hémolyse et la tension superficielle. *Arch. Int. Physiol.*, 1930, XXXII, 263.
82. LAPICQUE, L. — Plan d'une théorie physique du fonctionnement des centres nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, 1907, LXIII, 787.
83. LAPICQUE, L. — Définition expérimentale de l'excitabilité. *C. R. Soc. Biol.*, 1909, LXVII, 280.
84. LAPICQUE, L. — L'excitabilité en fonction du temps. Les Presses universitaires de France, 1926.
85. LAPICQUE, L. — Physiologie générale du système nerveux. Nouveau traité de psychologie par G. DUMAS, 1930, Alcan, Paris.
86. LAPICQUE, L. et M. — Modifications des chronaxies motrices périphériques par les centres nerveux supérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCIX, 1390.
87. LAPICQUE, L. et M. — La chronaxie de subordination; sa régulation réflexe. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCIX, 1947.
88. LAPICQUE, L. et M. — Chronaxie de l'innervation motrice du manteau chez le Calmar; sa modification dans le ganglion étoilé séparé des centres supérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, CII, 626.
89. LAPICQUE, L. et M. — Action du sympathique sur la curarisation suivant le sens de l'hétérochronisme. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 393.
90. LAPICQUE, L. et M. — Action des nerfs sympathiques sur la chronaxie des muscles striés. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 875.
91. LAPICQUE, L. et KAJIWARA. — Changements dans les chronaxies périphériques sous l'influence de l'alcool. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CV, 632.
92. LAPICQUE, M. — Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXVI, 46.
93. LAPICQUE, M. — Influence du Thalamus sur la chronaxie du nerf moteur. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CV, 848.
94. LAPICQUE, M. — Excitabilité du sympathique en tant que modificateur de la chronaxie musculaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVII, 481.
95. LAPICQUE, M. — Chronaxie de subordination chez un invertébré. *C. R. Acad. Sc.*, 1931, CXCI, 1037.
96. LAPICQUE, M. et VEIL, C. — Modifications de la chronaxie du ventricule et du faisceau auriculo-ventriculaire pendant l'excitation du pneumogastrique. *C. R. Soc. Biol.*, 1924, XCI, 1207.
97. LAPICQUE, M. et WAHL, F. — Influence des centres nerveux sur les chronaxies périphériques sensitives et motrices. Action de la caféine. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1136.
98. LASSALLE, H. et E. — Excitabilité neuro-musculaire. Sur une nouvelle expression théorique des intensités des stimuli liminaires en fonction de leur durée. *Ann. de Physiol. et de Physico-Chim. biol.*, 1928, IV, 323.
99. LAUGIER, H. et LIBERSON, W. — Variation de la chronaxie des antagonistes dans la fatigue d'un mouvement volontaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 924.
100. LAUGIER, H., LIBERSON, W. et NEOUSSIKINE, B. — Variations de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme. *C. R. Acad. Sc.*, 1930, CXCI, 1079.

101. LE CORBEILLER, Ph. — Les systèmes auto entretenus et les oscillations de relaxation. Conférences d'actualités scientifiques et industrielles, Hermann, Paris, 1931.
102. LOEWI, O. — Ueber humorale Uebertragbarkeit der Herznervenwirkung, *Pflüger's Arch.*, 1921, CLXXXIX, 239; *Ibid.*, 1922, CXCIII; *Ibid.*, 1926, CCXIV.
103. LUCAS, Keith — The « all or none » contraction of the amphibian skeletal muscle fibre. *Jour. of Physiol.*, 1908, XXXVIII, 113.
104. MEEK, W. J. et EYSTER, J. A. E. — Electrical changes in the heart during Vagus stimulation. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1912, XXX, 271.
105. MEYERS, L. — Galvanometric studies of the cerebellar function. *Jour. of Amer. Med. Assoc.*, 1915, LXV.
106. MONNIER, A. M. — L'oscillographe cathodique. Ses applications en physiologie. *Bull. de la Soc. Philom. de Paris*, 1930, XIX, 56.
107. MONNIER, A. M. — Les méthodes modernes d'enregistrement des phénomènes électrophysiologiques transitoires. Rapport 6 de la X^e Section du Congrès Intern. d'électricité, Paris, 1932.
- 107bis. MONNIER, A. M. — L'excitation électrique des tissus vivants. Essai d'interprétation physique. Hermann, Paris, 1934.
108. MONNIER, A. M. et MONNIER-DUMONT, A. — Etude du nerf de la ligne latérale de *Mustelus Canis* au moyen de l'oscillographe cathodique. *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. Biol.*, 1930, IV, 693.
109. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Relation entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et la chronaxie de subordination. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 286.
110. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Recherches de la relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination. Nouvelle démonstration du fonctionnement par « Tout ou Rien » de la fibre nerveuse. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 547.
111. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination. Analogie avec l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 549.
112. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Action des centres sur les diverses caractéristiques de la fibre nerveuse. Analogie avec l'électrotonus. *C. R. Acad. Sc.*, 1932, CXCIV, 2240.
113. RIENMÜLLER, J. — Beobachtungen über die Wirkung des konstanten Stromes auf das Herz von Frosch und Salamander. *Pflüger's Arch.*, 1932, CCXXX, 782.
114. ROSENBERG, H. et SAGER, O. — Ueber den Einfluss höher Zentren auf die Leitungsgeschwindigkeit des peripheren Nerven. *Pflüger's Arch.*, 1931, CCXXVIII, 423.
115. ROSENBLUETH, A. — The chemical mediation of autonomic nervous impulses as evidenced by summation of responses. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, CII, 12.
116. RUDEANU, A. — Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements. *Thèse de Sciences*, Paris, 1933.
117. RUDEANU, A. et BONVALLET, M. — Influence de la posture sur les chronaxies motrices des antagonistes. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CXI, 960.
118. RUDEANU, A. et BONVALLET, M. — Rôle du cervelet dans la régulation des chronaxies motrices périphériques. Relation avec la coordination. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CXI, 962.
119. SAMOILOV, A. — Die Aenderung der Stärke des Demarkationstromes des Froschherzventrikels durch Vagusreizung. *Zbl. Physiol.*, 1913, XXVII, 575.

120. SAMOILOV, A. — Die Positive Schwankung des Ruhestromes am Vorhofe des Schildkrötenherzens bei Vagusreizung. *Pflüger's Arch.*, 1923, CXCI, 579.
 121. SAMOILOV A., et KISSELEFF. — *Pflüger's Arch.*, 1927, CCXV, 699.
 122. SHERRINGTON, C. S., CREED, R. S., DERNY-BROWN, D., ECCLES, J. C. et LIDDELL, E. G. T. — Reflex activity of the spinal cord. Clarendon Press, Oxford, 1932.
 123. TAWAST-RANCKEN, S. — Über zentral nervöse Einflüsse auf die Reizbarkeitsparameter des Frosch Nerven-Muskels. *Acta Soc. Med. Fennicæ « duodecim »*, Ser A., 1933, XVI, fasc. 2.
 124. TEN CATE, J. — L'action du sympathique et du vagus sur le cœur de grenouille. *Arch. Neerl. Physiol.*, 1925, X, 544.
 125. VAN DER POL, B. et VAN DER MARK, M. J. — Le battement du cœur considéré comme oscillation de relaxation et un modèle électrique du cœur. *L'onde électrique*, 1928, LXXXI, 365.
 126. VIERSMA, H. J. — Sur le rapport entre la chronaxie et la rapidité de la contraction musculaire. *Arch. Neerl. de Physiol.*, 1929, XIV, 549.
-

Table des Matières

	Pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. — <i>La chronaxie de subordination</i>	3
CHAPITRE II. — <i>Relation entre la vitesse de propagation du potentiel d'action et la chronaxie de subordination</i>	8
a) Méthode	8
b) Choix du nerf. Technique opératoire	11
c) Résultats 1) nerf en liaison avec les centres	13
2) nerf séparé des centres	13
d) Expériences de contrôle	18
e) Discussion et essai d'interprétation	20
CHAPITRE III. — <i>Relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination</i>	24
a) Méthode	24
b) Résultats et interprétation	27
CHAPITRE IV. — <i>Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination</i>	30
a) Méthode	30
b) Choix et préparation des électrodes	31
c) Organe étudié	31
d) Résultats	32
e) Discussion	37
CHAPITRE V. — <i>Etude des variations de la rhéobase sous l'influence de la subordination</i>	38
CHAPITRE VI. — <i>Discussion des conditions nécessaires à la mise en évidence des phénomènes de subordination</i>	42
CHAPITRE VII. — <i>Théorie des phénomènes de subordination. Analogie avec l'électrotouss. Conséquences possibles</i>	47
a) Explication des variations de sens de la chronaxie de subordination	48
b) Indépendance des phénomènes de subordination et de la température	48

	Pages
c) Relation entre les phénomènes de subordination et la théorie chronologique du système nerveux.....	49
1) Lieu des phénomènes de blocage (ou disjonction).....	49
2) Recherche du sens de la subordination qui conditionne le blocage. Interprétation de l'inhibition	50
d) Analogie possible entre l'action des nerfs extrinsèques du cœur et les phénomènes de subordination nerveuse.....	53
e) Essai d'interprétation de « l'état d'inhibition » central de Sher- rington.....	62
f) Tentative d'interprétation de l'« After discharge ».....	64
g) Relation entre la commande réciproque et la subordination.....	64
h) Conclusions	66

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

I. Rendement énergétique dans la croissance.

II. Méthodes électriques de prospection.

Vu et approuvé :

Paris, le 6 décembre 1933.

LE DOYEN,
de la Faculté des Sciences,
Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR
de l'Académie de Paris,
S. CHARLÉTY.

